



Quelques aspects physiques du développement végétal

Francis Corson

► To cite this version:

Francis Corson. Quelques aspects physiques du développement végétal. Physique [physics]. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2008. Français. NNT : . tel-00393834

HAL Id: tel-00393834

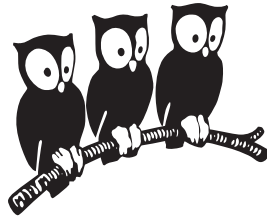
<https://theses.hal.science/tel-00393834>

Submitted on 9 Jun 2009

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Ecole Normale Supérieure
Laboratoire de Physique Statistique



Thèse de doctorat de l'Université Pierre et Marie Curie
Spécialité : Physique
Ecole Doctorale de Physique de la Région Parisienne

présentée par
Francis Corson

pour obtenir le grade de Docteur de l'Université Pierre et Marie Curie

Quelques aspects physiques du développement végétal

Soutenue le 20 novembre 2008 devant le jury composé de :

Mokhtar Adda-Bedia	Directeur
Arezki Boudaoud	Invité
Bertrand Fourcade	Président
Christophe Godin	Rapporteur
François Graner	Rapporteur
Jean-François Joanny	Examineur
Jan Traas	Examineur

Remerciements

Ce mémoire marque l'aboutissement de trois années de recherche au sein du Laboratoire de Physique Statistique de l'Ecole Normale Supérieure, et j'en remercie les directeurs successifs, Jacques Meunier et Eric Perez, de m'y avoir accueilli.

Mokhtar Adda-Bedia et Arezki Boudaoud ont dirigé ces recherches. Leur enthousiasme et leur curiosité pour de nombreux sujets ont été communicatifs, et leur conseils et encouragements précieux, ainsi que leurs commentaires sur ce manuscrit. J'ai passé trois années très agréables et stimulantes au sein de l'équipe qu'ils ont constituée autour d'eux, aux côtés de Laurent Boué, Stéphanie Deboeuf, Eytan Katzav, Elsa Bayart, Julien Chopin, Gilles Pfingstag, Dominic Vella, ainsi que de nombreux stagiaires et visiteurs.

Cette thèse s'est inscrite dans le cadre du projet européen Mechplant, réunissant biologistes et physiciens dans l'étude du développement des plantes. Ce projet a constitué une occasion inestimable de découvrir la recherche biologique actuelle, et d'échanges avec des biologistes aussi bien que des physiciens. Je tiens à en remercier les organisateurs, ainsi que les participants, trop nombreux pour tous les nommer, qu'il m'a ainsi été donné de rencontrer.

Les idées d'Yves Couder et Steffen Bohn sur les réseaux de nervures ont inspiré ce travail. J'ai eu beaucoup de plaisir à marcher sur leurs traces, ainsi qu'à participer à leurs recherches avec Olivier Hamant et Jan Traas. Merci aussi à Hervé Henry, Pedro Reis et Benoît Roman, avec qui j'ai eu l'occasion de collaborer, et à Bruno Moulia et Jacques Dumais, ainsi que les membres de son équipe, pour des discussions enrichissantes.

Christophe Godin et François Graner ont accepté la charge de rapporteurs, et je les en remercie, ainsi que Bertrand Fourcade, Jean-François Joanny, et Jan Traas, qui ont bien voulu faire partie du jury.

Un remerciement particulier va à Yves Pomeau, dont l'enseignement a beaucoup contribué à former mon goût pour la physique, et à qui je dois d'avoir rencontré mes futurs directeurs de thèse.

Merci enfin à tous ceux qui m'ont accompagné et soutenu pendant ces années, et particulièrement à Laure Bereni.

Table des matières

Avant-propos	9
1 Introduction	11
1.1 Développement végétal	11
1.1.1 Architecture et développement des plantes	11
1.1.2 Structure et mécanique des tissus végétaux	15
1.1.3 Lignage et position	16
1.1.4 Perspectives cellulaire et organismique	16
1.2 Les réseaux de nervures	17
1.2.1 Structure	17
1.2.2 Développement	19
1.2.3 Aspects fonctionnels	21
1.2.4 Mécanismes de formation	22
1.2.5 Nervures, fractures et mousses	23
2 Contraintes mécaniques et différenciation	29
2.1 Principe	29
2.2 Description mathématique de la croissance	31
2.3 Mise en équations	32
2.4 Equivalence avec un milieu élastique non-linéaire	35
2.5 Système unidimensionnel	35
2.5.1 Milieu non-linéaire équivalent	37
2.5.2 Etude de stabilité	38
2.5.3 Evolution du système	39
2.5.4 Croissance	39
2.5.5 Irréversibilité	41
2.5.6 Inhomogénéités	43
2.6 Système bidimensionnel	44
2.6.1 Relaxation vers un état d'équilibre	46
2.6.2 Analyse géométrique	50
2.6.3 Evolution irréversible	51
3 Croissance et réorganisation des réseaux de nervures	57
3.1 La croissance des plantes	58
3.1.1 Le mouvement de l'eau dans les plantes	58
3.1.2 Croissance des cellules végétales	60

3.1.3	Division des cellules végétales	60
3.1.4	Régulation de la croissance	61
3.1.5	Modèles du développement végétal	62
3.2	Modèle	62
3.2.1	Modélisation des cellules	63
3.2.2	Division des cellules	64
3.2.3	Croissance d'un tissu uniforme	65
3.2.4	Tissus indifférenciés et vasculaires	68
3.2.5	Division des aréoles	69
3.2.6	Reformulation au moyen d'une mesure de distance	72
3.3	Evolution du réseau	72
3.4	Analyse statistique	73
3.5	Discussion	78
3.5.1	Modèle simplifié	78
3.5.2	Pertinence du modèle	82
3.5.3	Expériences envisageables	82
3.5.4	Origine de l'orientation	83
4	Réseaux de transport optimaux	85
4.1	Transport et géométrie	86
4.2	Problèmes de transport optimal	89
4.3	Structure des réseaux optimaux	92
4.4	Transport optimal et fluctuations	94
4.4.1	Mesure de redondance	99
4.4.2	Réseau inhomogène	100
4.4.3	Evolution en fonction de la taille du système	101
4.5	Etude analytique	102
4.5.1	Structure du réseau	102
4.5.2	Une construction explicite	103
4.6	Discussion	104
5	Géométrie des cellules végétales	109
5.1	Observations expérimentales	109
5.2	Tissus et mousses	113
5.3	Croissance sans divisions	113
5.4	Cellules en prolifération	121
5.5	Tensions tissulaires et identité de la couche L1	122
	Conclusion	125
	Annexes	128
A	Méthodes	129
A.1	Irréversibilité	129
A.2	Squelettisation	130
A.2.1	Principe	131
A.2.2	Elagage	132

A.3	Analyse géométrique des réseaux	133
A.4	Orientation du tissu vasculaire	133
A.5	Propriétés mécaniques des parois cellulaires	134
B	Flambage d'un film sur un substrat non-linéaire	136
	Bibliographie	137

Avant-propos

S'il est établi que l'information génétique et son expression déterminent la forme et la structure des organismes vivants, les mécanismes par lesquels celles-ci se développent sont encore largement incompris. L'importance de mécanismes physiques dans le développement apparaît toutefois de plus en plus clairement. Ainsi, la migration cellulaire, qui joue un rôle essentiel dans la morphogenèse animale, dépend des propriétés mécaniques et d'adhésion des cellules, de même que la ségrégation des tissus, qui assure leur stabilisation [65]. Les déformations actives des cellules sous l'effet de leur cytosquelette, qui gouvernent certaines des étapes primordiales de l'embryogenèse, comme la gastrulation, en sont un autre exemple.

Il existe également de multiples indications du rôle de mécanismes physiques dans la régulation du développement. Ainsi, les contraintes mécaniques, qui se propagent à longue portée et de façon instantanée à l'échelle du développement, sont susceptibles d'agir comme un signal permettant à l'organisme de « percevoir » sa forme et ses dimensions et de contrôler en retour sa croissance (voir par exemple [50]). Une régulation physique se manifeste également dans les mécanismes d'adaptation observés dans certains tissus. Ainsi, la croissance des parois des vaisseaux sanguins, sensible aux contraintes de cisaillement induites par l'écoulement qui les parcourt, permet à leur diamètre de s'ajuster à son flux, et les tissus osseux font l'objet d'un constant remodelage en réponse aux sollicitations mécaniques auxquelles ils sont soumis [23].

Comme en témoignent les exemples que nous en avons donné, l'étude physique du développement s'est jusqu'ici principalement concentrée sur le développement animal. Le rôle des contraintes mécaniques dans la croissance des plantes est bien documenté, mais leur éventuelle participation à la régulation du développement ou à la morphogenèse a reçu moins d'attention [29].

Le présent travail est issu d'une série d'observations des réseaux de nervures des feuilles de plantes, qui suggèrent un possible rôle des contraintes mécaniques dans leur formation. En particulier, nous nous sommes proposé de rendre compte de l'analogie entre leur géométrie et celles des réseaux de fracture. Notre approche de cette question s'est d'abord inspirée de modèles de systèmes physiques, sans tenir grand compte des particularités des tissus végétaux. Nous avons toutefois constaté les limites d'une telle approche, et nous sommes progressivement attaché à en donner une plus juste description. Il nous a paru naturel que ce mémoire en garde la trace, et son organisation est plus ou moins chronologique.

Le chapitre 1 présente une introduction générale au développement des plantes, et notamment des réseaux de nervures, et se clôt par la description des observations dont nous nous sommes proposé de rendre compte.

Le chapitre 2 présente un modèle de la formation des réseaux de nervures où les tis-

sus végétaux sont décrits comme des milieux continus, et qui incorpore un couplage entre contraintes mécaniques et différenciation des tissus vasculaires, qui permet de rendre compte de la formation d'une structure réticulée. Comme nous l'avons évoqué précédemment, la description de la croissance que nous avons d'abord utilisée s'est toutefois avérée excessivement sommaire.

Nous nous sommes alors tourné vers un modèle discret de prolifération cellulaire, basé sur les mécanismes physiques de la croissance des cellules végétales. Comme nous le rapportons au chapitre 3, ce modèle nous a permis de montrer que la croissance pouvait s'accompagner du développement de contraintes de tension dans les nervures, conduisant à une réorganisation progressive du réseau vasculaire. Nous suggérons que la structure locale des réseaux de nervures est gouvernée par cette réorganisation, et qu'elle reflète un équilibre de forces.

Le chapitre 4 constitue une parenthèse dans notre étude de la croissance, puisqu'elle est consacrée à une étude fonctionnelle des réseaux de nervures, envisagés comme des réseaux de transport optimaux. Dans cette perspective, nous avons tenté de rendre compte de la présence de boucles dans les réseaux de nervures, là où les réseaux de transport optimaux sont généralement arborescents, en montrant qu'un réseau optimal soumis à des fluctuations comporte des boucles. Nous proposons une mesure de la redondance d'un réseau pour quantifier sa structure.

Enfin, nous reprenons au chapitre 5 le modèle de prolifération cellulaire présenté au chapitre 3, afin d'étudier la géométrie des cellules végétales. Cette étude a pour point de départ l'observation expérimentale d'une analogie entre la forme des cellules et celles des bulles dans une mousse liquide. Nous étudions les conditions nécessaires à l'apparition de cette structure, et suggérons qu'elle est un indice de la régulation de la croissance végétale.

Chapitre 1

Introduction

1.1 Développement végétal

Ce chapitre présente un aperçu, nécessairement très partiel, du développement végétal, en insistant notamment sur la structure des feuilles, dont l'étude des nervures occupe une part importante de cette thèse. Si notre approche du développement est une approche physique, et surtout mécanique, nous nous attarderons toutefois sur certains aspects de la biologie du développement végétal, qui nous semblent éclairer la pertinence d'une telle approche, et permettent d'envisager son intégration à des problématiques plus proprement biologiques.

1.1.1 Architecture et développement des plantes

A la différence des animaux, dont l'essentiel des organes se forme pendant l'embryogenèse, les plantes présentent un développement indéterminé, et forment de nouveaux organes tout au long de leur existence. Fixes, les plantes sont capables de réagir aux circonstances extérieures par un développement très plastique, qui leur permet de s'adapter continuellement à leur environnement [46]. A l'issue de l'embryogenèse, la graine renferme une ébauche rudimentaire de la plante, qui comprend typiquement une radicule et une ou deux feuilles primordiales appelées cotylédons¹. La croissance s'interrompt alors jusqu'à la germination, puis reprend avec la formation de la racine et la tige principales, qui donneront naissance aux parties souterraine et aérienne de la plante. Le développement procède par réitération, la structure ramifiée de la plante étant composée de la répétition d'un même motif (figure 1.1). La partie aérienne de la plante est formée d'un ensemble de tiges qui progressent par la succession de noeuds et d'entrenoeuds. Les noeuds portent les feuilles et les bourgeons axillaires dont sont issues les branches latérales.

On distingue dans le développement de la plante la croissance primaire, qui accompagne l'allongement des tiges et des racines, et la croissance secondaire, par laquelle tiges et racines s'épaississent chez certaines espèces. La croissance primaire est confinée au voisinage des extrémités des tiges et racines, au sein desquelles des régions constituées de cellules indifférenciées, les méristèmes, sont le site de l'organogenèse (figure 1.2). Les feuilles se développent à la périphérie du méristème caulinaire, sous la forme de protubérances appelées primordia (figure 1.3a). L'extension latérale des primordia donne

1. On distingue suivant leur nombre les monocotylédones et les dicotylédones.

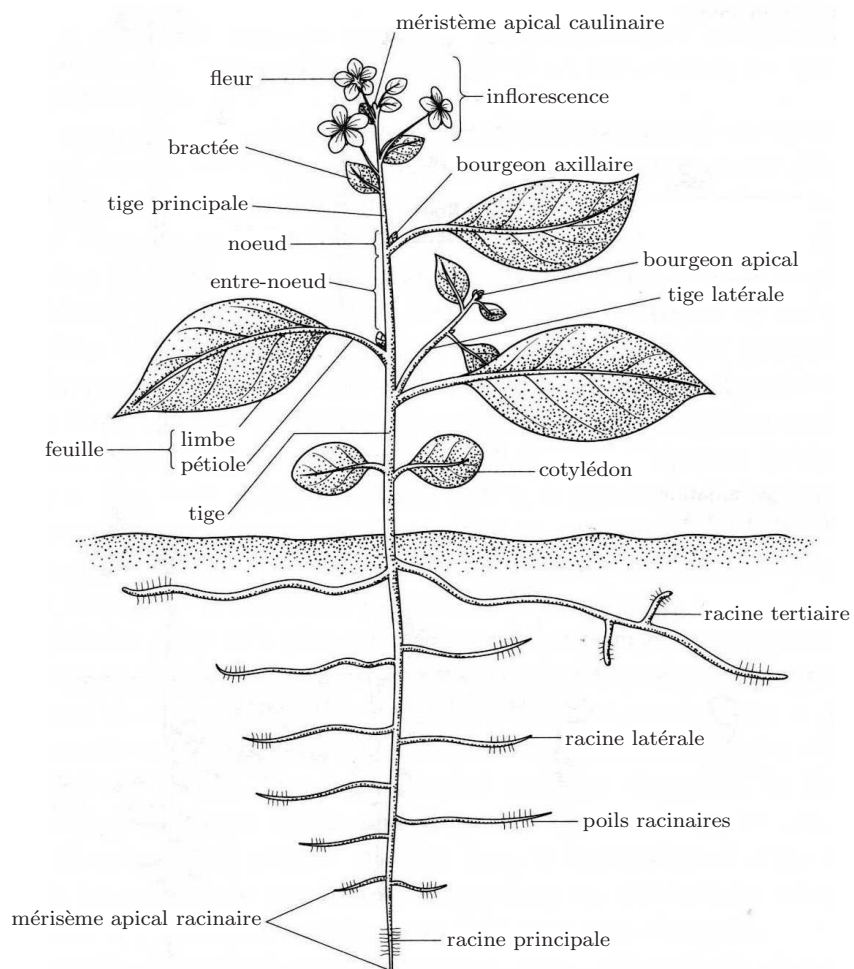


FIGURE 1.1 – Architecture d'une plante [67]

naissance au limbe, de forme aplatie (figure 1.3b), puis les feuilles poursuivent leur croissance en gardant une épaisseur à peu près constante jusqu'à atteindre leur taille définitive.

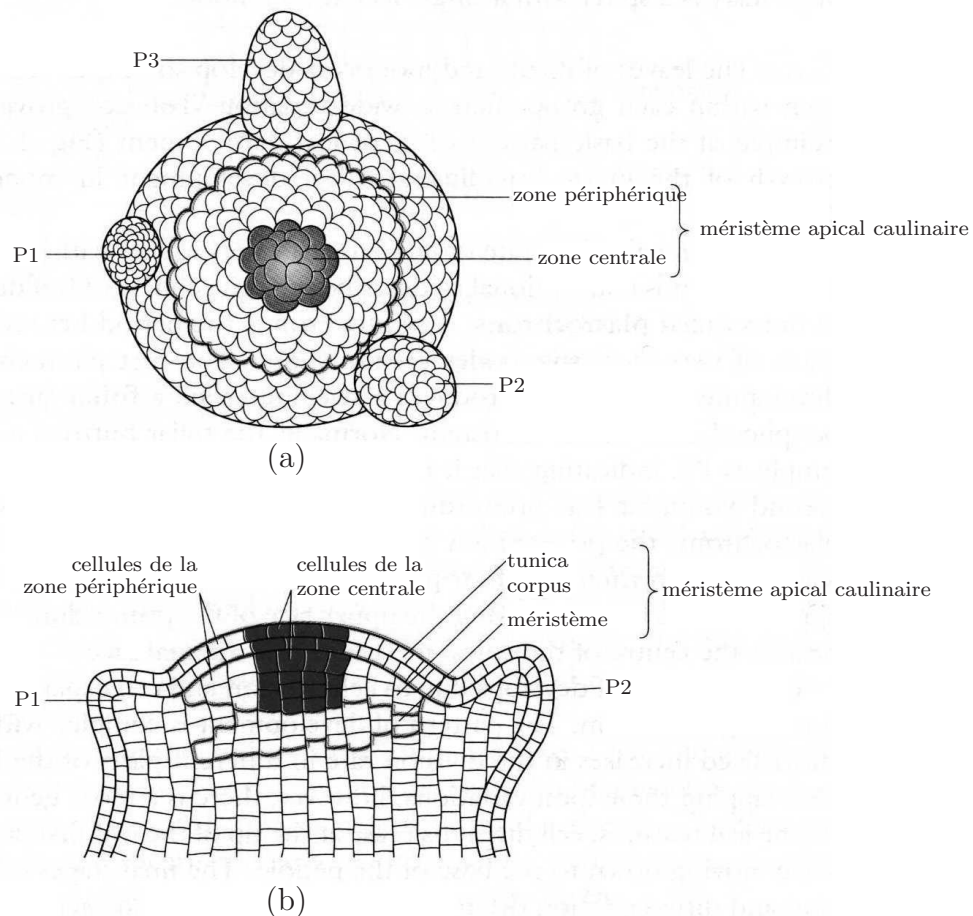


FIGURE 1.2 – Représentation schématique de l'extrémité d'une tige [67] (a) Vue de dessus. Les primordia, qui donnent naissance aux feuilles, sont numérotés suivant l'ordre de leur formation. Le plus jeune primordium discernable est appelé P1. (b) Coupe longitudinale. L'enveloppe du méristème est composée de deux couches de cellules (L1 et L2) bien distinctes des tissus internes.

Comme le montre la figure 1.4, les feuilles présentent une structure stratifiée. Les épiderme inférieur et supérieur ensèrent les tissus internes ou mésophylle, qui comprennent le parenchyme et les tissus vasculaires. On distingue sur la face supérieure de la feuille le parenchyme palissadique, qui est le principal site de la photosynthèse, et sur sa face inférieure, le parenchyme lacuneux, dont les espaces intercellulaires forment des cavités qui communiquent avec l'extérieur par les stomates, et assurent une importante surface d'échange. Les stomates sont bordés par les cellules de garde, qui contrôlent leur ouverture.

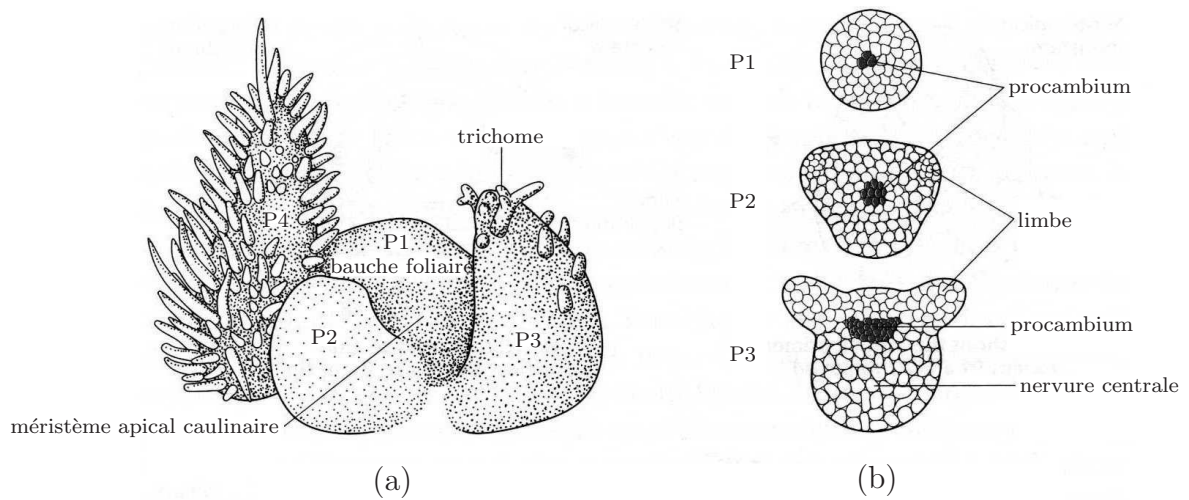


FIGURE 1.3 – Développement des feuilles [67] (a) Extrémité d'une tige de tabac (b) Coupes transversales des primordia

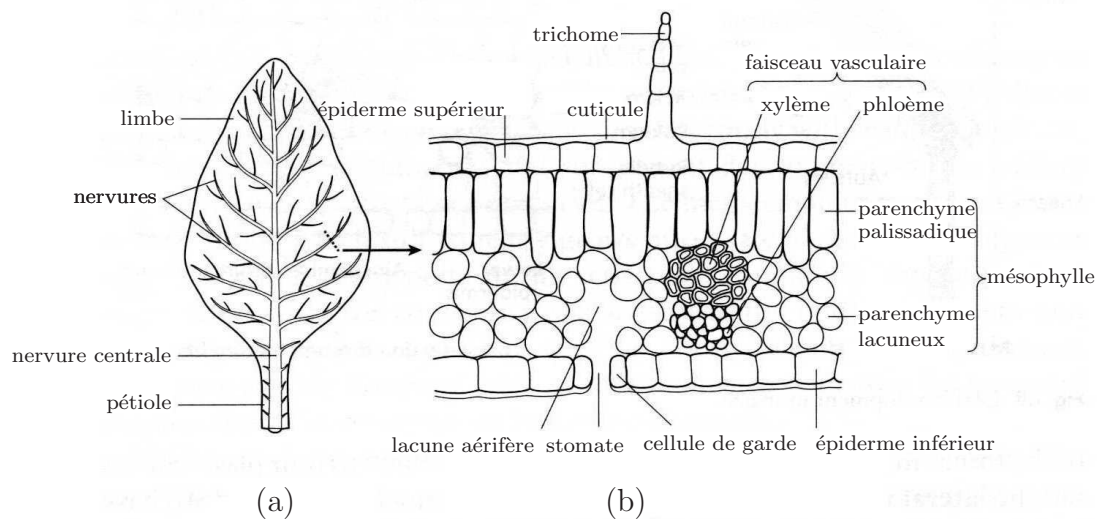


FIGURE 1.4 – Structure des feuilles [67] (a) Feuille mature (b) Vue en coupe du limbe

1.1.2 Structure et mécanique des tissus végétaux

Comme tous les tissus vivants, les tissus végétaux présentent une structure cellulaire, observée pour la première fois par Hooke dans le liège [49]. Cette structure présente toutefois des particularités qui la distinguent de celle des tissus animaux. Tandis que les cellules animales sont délimitées par une membrane et mobiles, les cellules végétales sont formées d'un protoplaste entouré d'une paroi rigide composée de fibrilles de cellulose dans une matrice. Les parois sont maintenues sous tension par la pression de turgescence exercée par le protoplaste, due à la pression osmotique du suc vacuolaire². Les cellules végétales peuvent ainsi supporter des pressions de plusieurs atmosphères³. La structure poroélastique des tissus végétaux leur confère des propriétés mécaniques particulières, parmi lesquelles une dépendance de leur module élastique apparent par rapport à leur turgescence, qui se donne à voir dans le flétrissement des plantes privées d'eau. La rigidité des tissus jeunes est ainsi tributaire de la turgescence, tandis que les parois lignifiées de certains tissus matures assurent seules leur stabilité mécanique. Par ailleurs, les parois des cellules adjacentes sont solidaires, ce qui interdit tout déplacement des cellules, tandis que leur rigidité restreint largement leurs changements de forme. Ceci contraint fortement la morphogenèse végétale. Tandis que la migration cellulaire joue un rôle central dans le développement animal, la forme et la structure des tissus végétaux dépend d'un contrôle précis de la croissance et de la division des cellules.

Une autre particularité mécanique des plantes est que leurs tissus sont dans un état de tension mutuelle. Ces tensions tissulaires peuvent être définies de façon plus précise comme la différence entre les tensions présentes dans les parois cellulaires et la contribution à ces tensions qui résultent de la pression de turgescence au sein de chaque cellule. L'étude de ces tensions a une longue histoire [86], et se concentre particulièrement sur les tiges, où elles prennent la forme d'une tension dans l'épiderme et d'une compression dans les tissus internes, qui se manifestent par l'allongement des tissus internes et la rétractation de l'épiderme lorsqu'on les sépare. Différentes explications de ces observations ont été proposées, comme une plus grande rigidité des tissus extérieurs, ou une plus forte croissance des tissus internes, à laquelle s'opposerait la résistance des tissus externes. Cette dernière explication suggère que la croissance des organes végétaux pourrait être contrôlée par leur épiderme. A l'appui de cette idée, les expériences récentes de Savaldi-Goldstein *et al.* [99] montrent que l'on peut rendre une croissance normale à un mutant nain en agissant sur l'épiderme seul⁴. L'interprétation des expériences visant à étudier les tensions tissulaires et du rôle des différents tissus dans la croissance demeure toutefois un objet de controverse [87, 60]⁵. Différents modèles de ces tensions ont été proposés, mais ils reposent généralement sur des hypothèses ou des simplifications qui

2. Nous reviendrons de manière plus détaillée sur l'état hydrique des cellules végétales aux chapitres 3 et 5, ainsi que sur leur croissance, qui résulte de l'allongement des parois sous l'effet des tensions auxquelles elles sont soumises.

3. Un protoplaste débarrassé de sa paroi ne peut au contraire survivre que dans un milieu à peu près isotonique, et présente une forme sphérique.

4. Ceci montre seulement qu'un signal est transmis aux tissus internes par l'épiderme, et les contraintes mécaniques ne sont qu'un des signaux possibles envisagés par les auteurs.

5. Une complication liée à la structure poroélastique des tissus végétaux est que les déformations qui résultent de la séparation des différents tissus d'une tige sont très différentes selon que ces tissus sont placés dans l'air ou dans l'eau.

limitent leur portée. A notre connaissance, aucune approche systématique, intégrant les effets de l'élasticité et de la croissance, n'en a été proposée.

1.1.3 Lignage et position

Outre la croissance et la prolifération des cellules, le développement s'accompagne de leur différenciation, qui permet la formation de structures spécialisées. Ce paragraphe et le suivant présentent quelques considérations générales sur ces processus, qui justifient dans une certaine mesure la description à l'échelle tissulaire que nous adoptons au chapitre 2, et montrent comment elle peut s'articuler avec une description à l'échelle cellulaire.

Parmi les déterminants de l'évolution d'une cellule, on peut distinguer des facteurs intrinsèques, hérités de la cellule-mère ou liés à son âge, et des facteurs extrinsèques, liés à l'influence de l'environnement ou du reste de l'organisme. Dans le cas des cellules végétales, cette question est essentiellement celle du rôle respectif de leur lignage et de leur position. La stabilité des différentes couches de cellules observées dans les apex (figure 1.2), a longtemps été comprise comme un indice de l'importance du lignage, mais il s'est avéré que cette stabilité était relative, et que des échanges de cellules entre les couches pouvaient se produire. Ceci est démontré par l'analyse clonale, une technique qui repose sur l'observation des chimères ou mosaïques génétiques, des organismes dont toutes les cellules ne possèdent pas le même génotype⁶. Ces observations et d'autres indiquent que la position des cellules est le facteur principal de leur détermination, sans exclure totalement un rôle du lignage dans certaines circonstances [102]⁷.

1.1.4 Perspectives cellulaire et organismique

Une alternative qui recouvre partiellement la précédente est celle qui oppose les perspectives cellulaire et organismiques. La découverte des cellules a conduit à l'établissement de la théorie cellulaire, dont le postulat est que la cellule est l'unité fondamentale du vivant, dont les organismes multicellulaires sont des assemblages, de sorte que la clé de leur développement se situe dans l'étude des cellules individuelles. La théorie cellulaire s'est imposée à la fin du XIX^e siècle, mais a rapidement été remise en question, et s'est vue opposer une perspective organismique, qui concentre son attention sur l'organisme dans son ensemble, et qu'a résumée de Bary dans le cas des plantes par la suggestion que c'est la plante qui forme des cellules, et non les cellules qui forment la plante [53, 106]. Les plantes se prêtent particulièrement à une telle approche, puisque leurs cellules sont rendues solidaires par leurs parois. En outre, leur cytoplasmes communiquent entre eux par des canaux qui traversent les parois, les plasmodesmes, formant ainsi un espace continu, le symplasme, qui interpénètre l'apoplasme, formé de l'ensemble des parois. A la vision d'une plante comme un agrégat de cellules, on peut donc opposer une vision globale de la plante, dont le volume est subdivisé au cours de sa croissance par des parois. Un exemple

6. Les mosaïques résultent de mutations survenues dans certaines cellules pendant le développement et transmises à leur descendance. Pour suivre les différents clones, on utilise usuellement des mutations qui présentent un phénotype aisément identifiable, comme l'albinisme (défaut de chlorophylle).

7. De la même manière, la reproductibilité du lignage des cellules du nématode *Caenorhabditis elegans* suggère une détermination intrinsèque, mais cette reproductibilité s'avère tributaire d'une information de position.

qui résiste à la théorie cellulaire est celui des algues unicellulaires formées de cellules géantes. Ces cellules comprennent certes de multiples noyaux, mais ceux-ci ne peuvent être envisagés comme les unités élémentaires de la forme de l'organisme, car ils sont constamment maintenus en mouvement par les courants cytoplasmiques. La convergence de forme entre certains organismes unicellulaires et multicellulaires peut être interprétée comme une indication de ce que la structure cellulaire est inessentielle. L'aspect organismique du développement se manifeste chez les plantes multicellulaires par leur capacité à poursuivre une croissance à peu près normale malgré des mutations qui affectent la taille des cellules ou leurs divisions, ou l'arrêt des divisions qui résulte d'une irradiation gamma. Comme le note Sitte [106], les perspectives cellulaire et organismique constituent moins deux théories contradictoires que de deux points de vue sur les mêmes phénomènes, mais ces points de vue ne sont pas sans incidence sur l'interprétation que l'on peut donner des observations expérimentales, et les résultats qui appuient une perspective organismique légitiment également une modélisation du développement à l'échelle tissulaire, là où un cadre plus approprié à une théorie cellulaire serait une statistique des cellules.

1.2 Les réseaux de nervures

Ce chapitre décrit la structure et le développement des réseaux de nervures, ainsi que les observations qui sont à l'origine de notre travail. L'analogie entre les réseaux de nervures et les réseaux de fractures, ainsi qu'une propriété géométrique de leur structure locale, qui s'apparente à un équilibre de forces, suggèrent en effet un possible rôle des contraintes mécaniques dans leur formation, hypothèse qui fait l'objet des chapitres 2 et 3.

1.2.1 Structure

La conquête de la terre ferme par les plantes supérieures, issues des algues vertes, s'est accompagnée de plusieurs adaptations, dont l'apparition de tissus conducteurs spécialisés, leur permettant de compenser les pertes d'eau liées à l'évaporation⁸. Le système vasculaire des plantes se distingue de celui des animaux, formé de veines et d'artères séparées, par une organisation en faisceaux dont chacun comprend des tissus spécialisés, le xylème et le phloème, qui assurent respectivement le transport de la sève brute, composée d'eau et de sels minéraux, des racines vers les feuilles, où l'eau s'évapore, et de la sève élaborée, chargée de produits de photosynthèse, des feuilles vers les sites où ceux-ci sont stockés ou utilisés. Xylème et phloème sont eux-mêmes composés de différents types de cellules, parmi lesquels des cellules allongées, qui leur confèrent leur conductance élevée. Dans le phloème, il s'agit de cellules vivantes, les tubes criblés. Dans le xylème, on distingue les trachéides, aux extrémités en biseau, et les éléments de vaisseaux, dont les parois terminales sont perforées, et dont les alignements forment des vaisseaux tubulaires; à maturité, ces deux types de cellules sont dépourvues de protoplastes et réduites à leur seules parois. Les faisceaux vasculaires peuvent ainsi être schématisés comme un ensemble de tubes parallèles, et décrits comme un milieu poreux. Un modèle simple de la structure du système vasculaire suppose la section des tubes constante et leur nombre conservé à

8. La diffusion seule n'y suffirait que pour un organisme de taille limitée, de l'ordre du centimètre [80].

chaque embranchement (figure 1.5b). Toutefois, la section des vaisseaux diminue en réalité à mesure que l'on s'éloigne de la base de la feuille, tandis que leur nombre augmente [73].

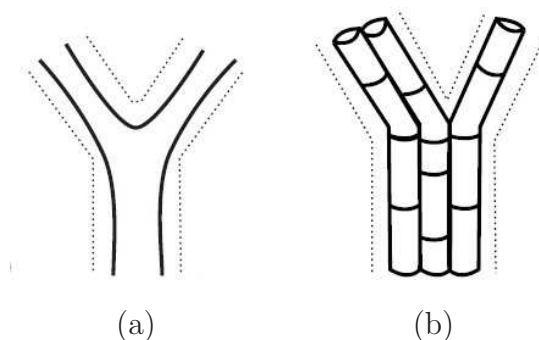


FIGURE 1.5 – (a) Embranchement de vaisseaux sanguins (b) Un modèle simplifié des faisceaux conducteurs végétaux [73]

Dans la tige, la sève emprunte plusieurs faisceaux vasculaires conducteurs longitudinaux. Chez les dicotylédones, les faisceaux vasculaires présentent de multiples reconnections et forment un réseau. Chaque feuille est reliée au système vasculaire de la tige par un ou plusieurs faisceaux conducteurs, les traces foliaires, dont émanent ses nervures principales. Nous nous intéresserons plus particulièrement au système vasculaire des feuilles, qui forme un réseau irriguant leur surface. La disposition des nervures ou nervation est très variable d'une espèce à l'autre, comme en témoigne la classification proposée par Hickey [48]. Les monocotylédones présentent généralement une nervation parallèle, où les nervures les plus importantes sont dirigées suivant l'axe de la feuille, tandis que de fines nervures transversales les relient entre elles. L'organisation typique des nervures d'une feuille de dicotylédone, que l'on peut décrire comme un réseau hiérarchique, est représentée sur la figure 1.6 (voir aussi la figure 4.1). Une nervure principale s'étend le long de l'axe de la feuille, reliée aux bords de la feuille par des nervures secondaires. Un réseau de nervures d'ordres plus élevés ou réticulum divise la surface de la feuille en domaines appelés aréoles. Parmi les feuilles qui présentent une telle nervation dite pennée, on distingue nervation craspédodrome et brochidodrome, selon que les nervures secondaires rejoignent la marge de la feuille (comme sur la figure 5.21a), où se recourbent et s'anastomosent (comme sur la figure 4.1). Une autre disposition fréquemment observée est la nervation palmée, où plusieurs nervures principales partent de la base (voir par exemple la figure 4.2).

La grande régularité des réseaux de nervures, voire leur symétrie, a souvent été notée par leurs observateurs, et a inspiré à Grew [43] une explication de leur géométrie en termes d'une supposée structure cristalline (figure 1.7). Cette régularité concerne notamment l'espacement des nervures. Dans le cas des feuilles à nervation parallèle, on constate ainsi que le nombre de nervures varie comme la largeur de la feuille. Pour les feuilles à nervation réticulée, on peut illustrer la régularité du réseau en mesurant la distance qui sépare chaque point de la feuille de la nervure la plus proche (figure 1.6b). On constate que la distance qui sépare des nervures les points de chaque aréole qui en sont les plus éloignés est toujours du même ordre. On peut interpréter ce résultat, d'une part, d'un point de vue fonctionnel, comme l'indication d'une irrigation uniforme de la feuille⁹, et,

9. Pour une étude de l'espacement optimal des nervures, voir Noblin *et al.* [81].

d'autre part, comme l'indication d'un mécanisme de formation auto-organisé.

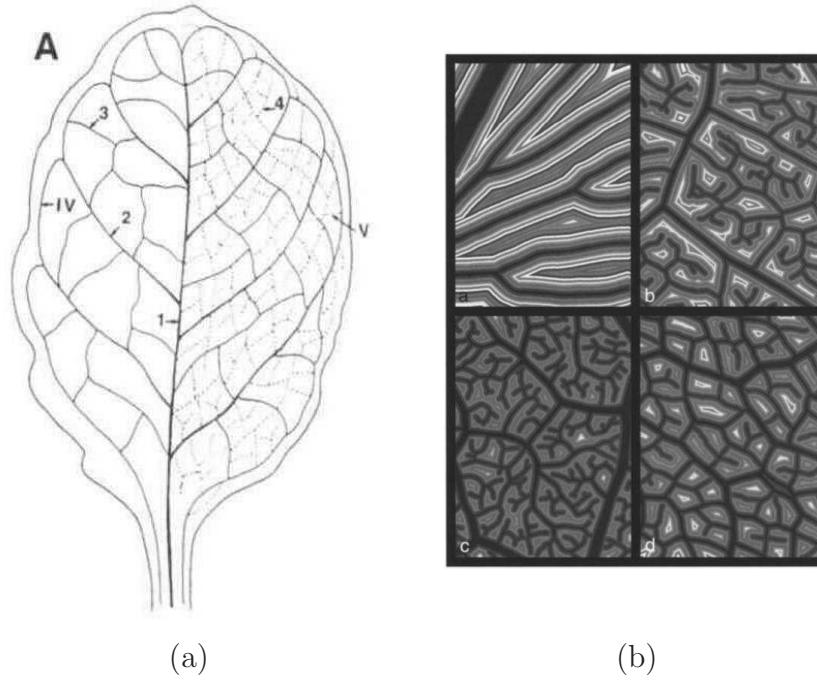


FIGURE 1.6 – (a) Schéma du réseau vasculaire d'une feuille d'*Arabidopsis* [78] (b) Illustration de la régularité des réseaux de nervures [59]. Le niveau de gris en chaque point correspond à la distance à la nervure la plus proche.

1.2.2 Développement

Comme le montre de façon schématique la figure 1.9, les différents ordres de nervures se forment successivement au cours de la croissance de la feuille, si bien que son organisation hiérarchique reflète dans une large mesure l'histoire de sa formation¹⁰. Cette organisation se manifeste par une distribution étalée de leurs diamètres, que l'on peut approcher localement par une loi de puissance (figure 1.8), ce qui suggère une structure autosimilaire. On peut également déduire de l'exposant de cette loi une indication sur le taux de croissance en diamètre des nervures, plus lente que leur croissance en longueur (qui suit celle de la feuille), comme l'atteste leur aspect de plus en plus allongé au cours du développement. Si l'on suppose que de nouvelles nervures se forment à un rythme régulier, de manière à maintenir un espacement moyen constant, et que leur taux de croissance en diamètre est inférieur d'un facteur λ à celui de la feuille, on peut aisément montrer que la distribution des diamètres obéit à la loi

$$p(w) \sim w^{-1-\frac{1}{\lambda}} \quad (1.1)$$

Ainsi, une loi en w^{-3} , qui décrit assez bien la distribution de la figure 1.8, correspond à un taux de croissance en diamètre inférieur de moitié au taux de croissance de la feuille¹¹.

10. Cette correspondance n'est pas tout à fait stricte, car le réseau subit un remodelage pendant son développement. Certaines portions des boucles formées par les nervures secondaires sont ainsi issues de nervures formées plus tardivement [52].

11. Nous utiliserons ce résultat au chapitre 3 pour paramétrer un modèle de la croissance des nervures.

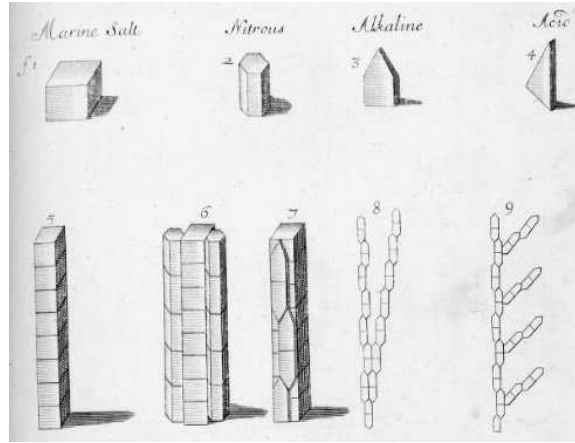


FIGURE 1.7 – Une théorie « cristallographique » de la forme des réseaux de nervures due à Grew [43]. Cette théorie trouve un écho dans l’observation que la chiralité des microtubules des cellules végétales peut se manifester à l’échelle de la plante [116].

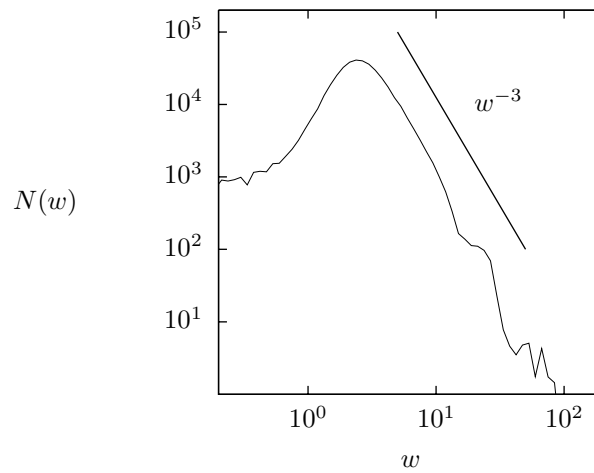


FIGURE 1.8 – Distribution des diamètres de nervures de *Gloespermum* (données S. Bohn)

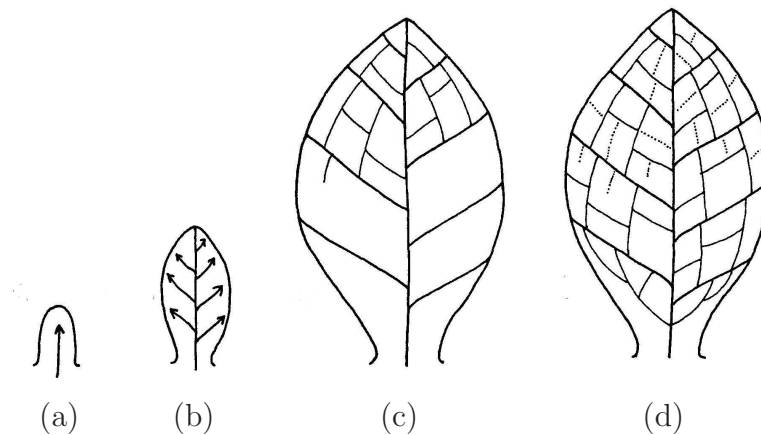


FIGURE 1.9 – Développement successif des différents ordres des nervures [78] (a) Nervure centrale (b) Nervures secondaires (c) Réseau de nervures tertiaires (d) Nervures quaternaires et des veinules à extrémité libre

Une des première étapes de la formation des nervures est la formation du procambium (figure 1.10), constitué de cellules allongées. Là où les cellules végétales se divisent habituellement dans la direction perpendiculaire à leur plus grande longueur, les cellules procambiales se divisent longitudinalement, ce qui accroît encore leur allongement. Les différents tissus qui composent les faisceaux vasculaires résultent de la différenciation ultérieure des cellules procambiales.

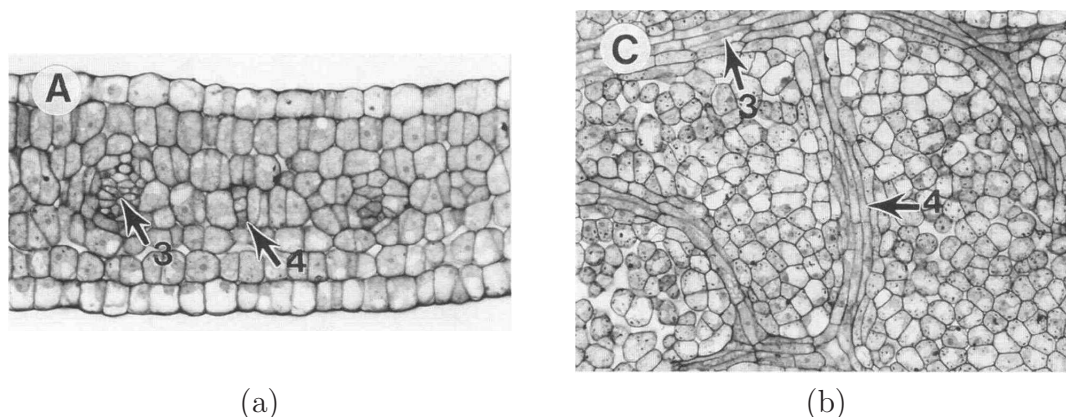


FIGURE 1.10 – Cellules provasculaires dans une feuille d'*Arabidopsis* [78] (a) Vue en coupe (b) Coupe parallèle à l'épiderme

1.2.3 Aspects fonctionnels

La principale fonction des nervures est le transport de la sève dans les feuilles, et de nombreuses études se sont attachées à comprendre différents traits de leur structure, comme leur organisation hiérarchique ou la présence de boucles, au regard de cette fonction. Ainsi, l'évolution indépendante d'une structure réticulée dans différentes lignées phylétiques laisse penser qu'elle possède une valeur adaptative. Il a été suggéré qu'elle pouvait contribuer à une plus grande homogénéité de l'état hydrique de la feuille, ainsi qu'à la robustesse du système vasculaire, en permettant à l'ensemble de la feuille de rester alimenté en eau même si certaines nervures sont endommagées. Outre cette fonction de transport, sur laquelle nous reviendrons plus longuement au chapitre 4, le système vasculaire contribue également à la stabilité mécanique des plantes, et constitue de ce point de vue aussi une adaptation à l'habitat terrestre. Ceci est spécialement vrai des tiges, puisque le bois est issu de la lignification des parois cellulaires du xylème, mais également, chez certaines espèces, des feuilles. Une étude de l'influence de la disposition des nervures sur la stabilité des feuilles suggère toutefois qu'une disposition optimale ne coïncide pas avec les dispositions observées¹².

12. Pour une revue de l'évolution et de la fonction des réseaux de nervures, voir Roth-Nebelsick *et al.* [95].

1.2.4 Mécanismes de formation

Les mécanismes de formation du système vasculaire des plantes ne sont pas encore complètement élucidés, mais il est établi qu'une hormone végétale, l'auxine, y joue un rôle central. Sachs [97] a ainsi montré que l'application d'auxine était susceptible d'induire la différenciation de tissus vasculaires et proposé l'hypothèse de canalisation de l'auxine, selon laquelle le flux d'auxine qui parcourt le tissu se concentre progressivement sur des chemins préférentiels, du fait d'une capacité de transport accrue des cellules soumises au flux le plus important (figure 1.11). Sachs a en outre suggéré que le signal qui induit la différenciation est le flux d'auxine (plutôt que le gradient de la concentration d'auxine, autre hypothèse envisageable).

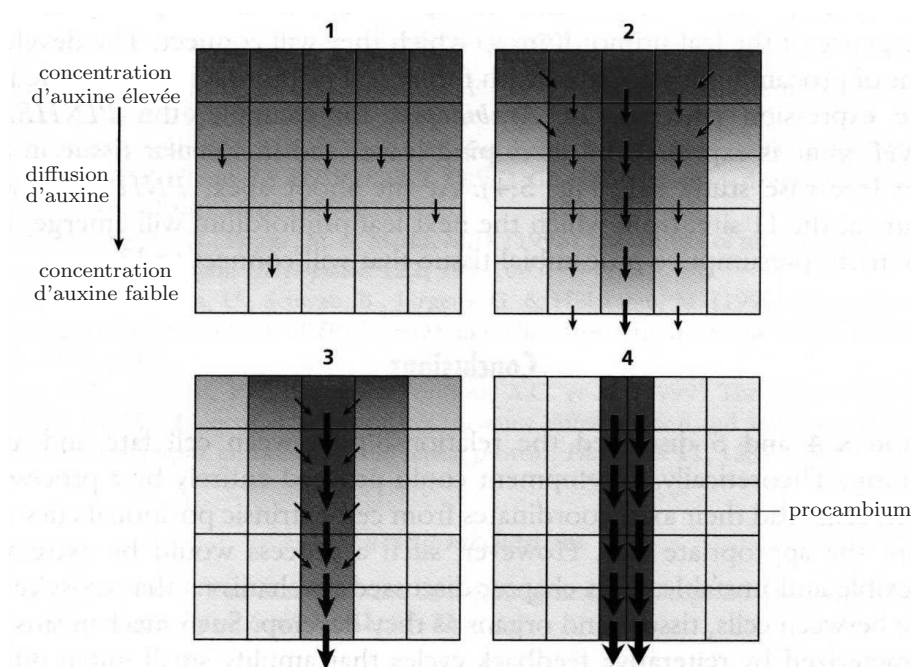


FIGURE 1.11 – L'hypothèse de canalisation de l'auxine [67]. Les flèches indiquent le transport polaire d'auxine. L'auxine diffuse initialement de façon uniforme suivant le gradient de sa concentration, puis le flux se concentre sur des chemins préférentiels, où il induit la différenciation du procambium.

Indiquons que le transport polaire de l'auxine n'intervient pas seulement dans la différenciation du système vasculaire, mais apparaît au contraire comme un médiateur dans de nombreux aspects du développement végétal, depuis l'établissement de la polarité de l'embryon jusqu'à la phyllotaxie en passant par le maintien du méristème racinaire (figure 1.12). En ce qui concerne plus particulièrement les feuilles, il semble qu'il existe une continuité entre les mécanismes qui donnent naissance aux primordia sur le méristème caulinaire, aux folioles des feuilles composées, et aux concentrations d'auxine qui apparaissent à la marge des feuilles aux premiers stades de leur développement, et déterminent leur forme ainsi que l'emplacement des nervures principales [101].

Le rôle de l'auxine dans la formation du système vasculaire est confirmé par l'effet d'inhibiteurs du transport de l'auxine et de mutations qui affectent ce transport. Par

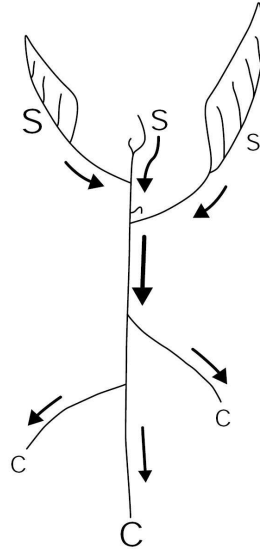


FIGURE 1.12 – Le transport de l’auxine comme signal de coordination du développement de la plante [12]. Les lettres S et C indiquent les zones de synthèse et de catabolyse (dégradation).

ailleurs, la découverte des protéines PIN, responsables de l’efflux d’auxine¹³, a permis d’en obtenir une visualisation directe. Le transport polaire de l’auxine s’accompagne d’une expression localisée des protéines PIN sur les membranes des cellules situées vers l’aval. L’observation des protéines PIN dans les feuilles confirme le rôle de l’auxine dans la différenciation des cellules provasculaires. En effet, l’expression localisée des protéines PIN en constitue le premier signe détectable (figure 1.13), antérieur à leur allongement et à l’expression d’autres gènes utilisés pour les identifier [101, 125].

1.2.5 Nervures, fractures et mousses

Malgré ses succès, l’hypothèse de canalisation de l’auxine n’est pas complètement satisfaisante. En particulier, elle ne peut sous sa forme la plus simple rendre compte de la présence de boucles dans les réseaux de nervures. Comme le notent Couder *et al.* [22], il en va de ce point de vue de la canalisation de l’auxine comme des processus de croissance dans un champ scalaire, qui sont connus pour former des structures arborescentes, sans boucles (la figure 1.14 montre le résultat d’une simulation de la canalisation). Dans ces processus, la croissance est tributaire de l’existence d’un gradient, ce qui interdit toute reconnexion. Une autre manière de formuler le même problème consiste à examiner le flux d’auxine sur une boucle du réseau vasculaire, qui s’annule nécessairement en un point. À cet égard, l’observation des transporteurs d’auxine révèle que toutes les cellules d’une boucle présentent une polarité déterminée, à l’exception d’une unique cellule bipolaire, qui exprime des transporteurs d’efflux d’auxine à ses deux extrémités (figure 1.15). On peut s’interroger sur les flux d’auxine qui traversent une telle cellule, et sur l’origine de

13. Des transporteurs spécifiques agissent sur le flux qui entre dans chaque cellule, comme les protéines AUX1, et en sort, comme la famille de protéines PIN.

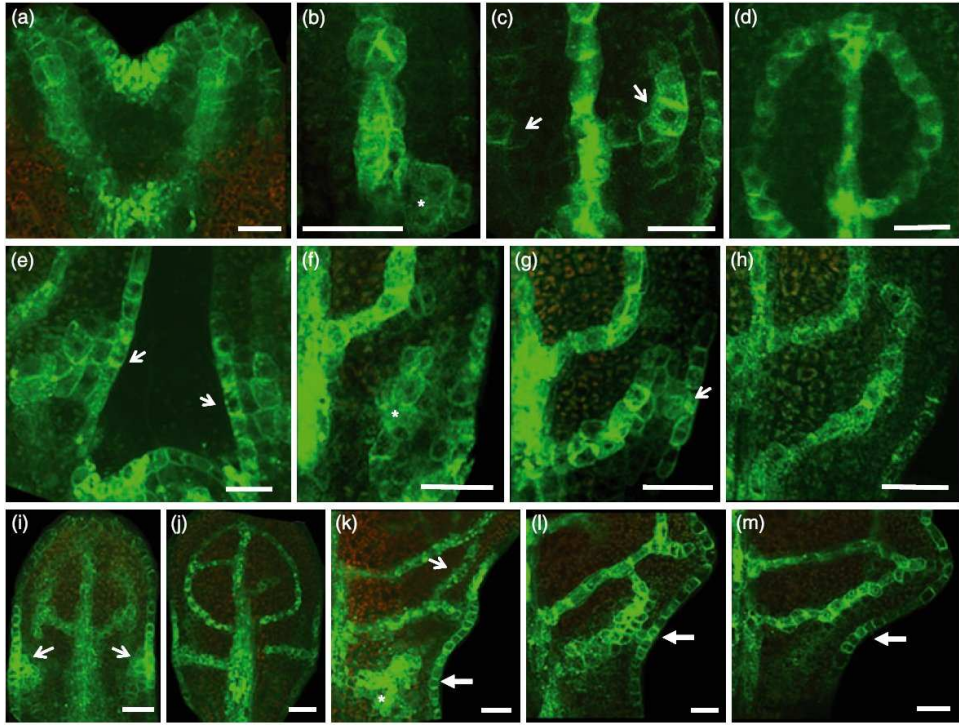


FIGURE 1.13 – Expression des protéines PIN [125]

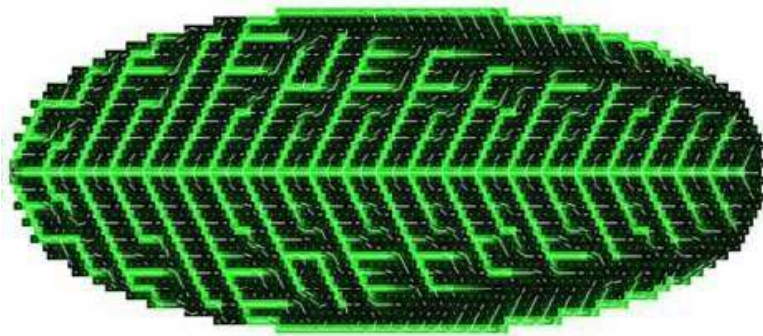


FIGURE 1.14 – Simulation de la canalisation [33]

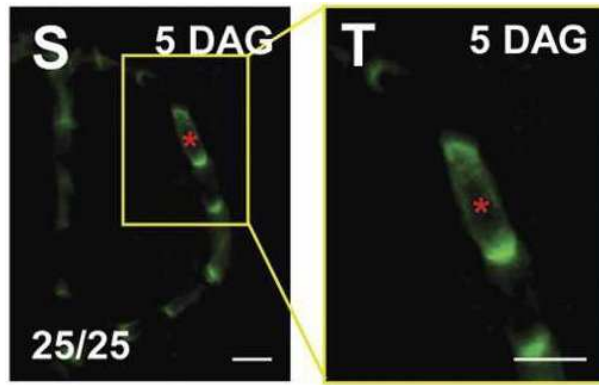


FIGURE 1.15 – Cellule bipolaire au sein d’une boucle du réseau vasculaire [101]

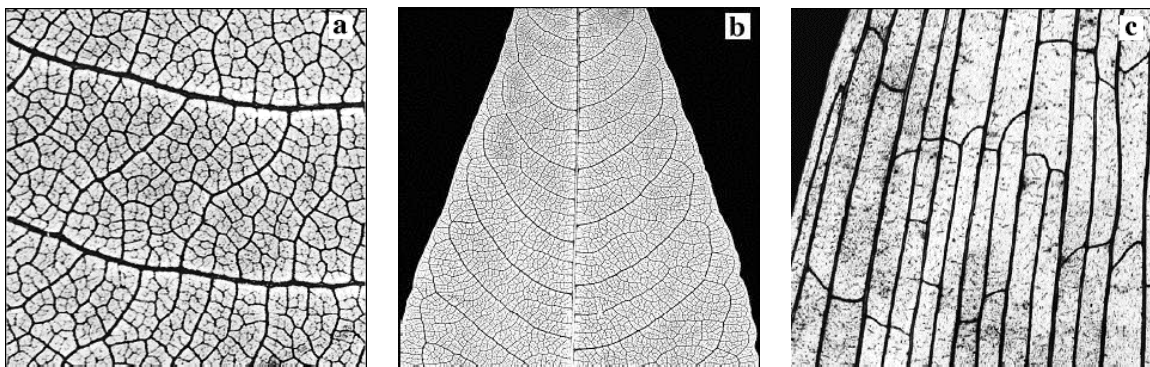


FIGURE 1.16 – Réseaux de nervures de différentes espèces de plantes [22]

l’auxine qui semble la quitter par ses extrémités.

Plus qu’à un processus diffusif, la géométrie des réseaux de nervures les apparente aux réseaux de fracture (figures 1.16 et 1.17), où la présence de boucles peut s’interpréter au regard du caractère tensoriel du champ des contraintes mécaniques qui provoquent leur formation. Ceci a conduit Couder *et al.* [22] à proposer l’hypothèse que la différenciation des cellules vasculaires pourrait être contrôlée par les contraintes mécaniques, et plus précisément les contraintes de compression induites par l’épiderme dans les tissus internes où se forment les nervures. L’allongement des cellules provasculaires relâcherait les contraintes dans la direction transversale à la nouvelle nervure, de la même manière que l’ouverture d’une fracture. A l’appui de cette hypothèse, Couder *et al.* [22] citent les observations de Lintilhac et Vesecky [68], qui suggèrent que le plan de division des cellules végétales peut être orienté par l’application de contraintes mécaniques, observations qu’ils rapprochent des divisions longitudinales des cellules provasculaires.

Pour approfondir cette analogie, Bohn *et al.* [15] ont entrepris une étude de la géométrie des réseaux de nervures, dont il s’est avéré qu’elle les situait à mi-chemin entre les réseaux de fractures et les mousses liquides. En effet, les jonctions entre fractures forment des angles de $180^\circ + 90^\circ + 90^\circ$, liés au raccordement d’une nouvelle fracture perpendiculairement à une fracture existante, tandis que les jonctions entre parois dans une mousse forment des angles égaux de 120° , en vertu de l’équilibre des tensions capillaires. Dans

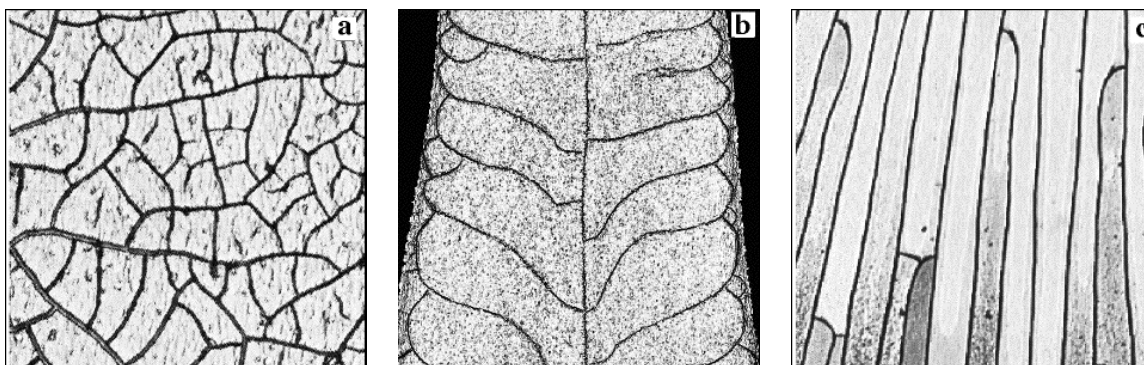


FIGURE 1.17 – Réseaux de fractures observés dans des gels [22]

les réseaux de nervures, on observe une distribution continue entre ces deux extrêmes. Le résultat remarquable de ces observations est que les angles sont corrélés aux diamètres des nervures, suivant une loi qui peut être exprimée comme une égalité vectorielle illustrée par la figure 1.18. Si l'on associe à chaque nervure une force virtuelle orientée suivant la direction de la nervure et d'intensité proportionnelle au diamètre de la nervure, ces forces sont à peu près équilibrées à chaque jonction. Tandis que la disposition des nervures présente une grande variabilité interspécifique, ce « modèle de force » de leur structure locale a été vérifié chez plusieurs espèces de dicotylédones [15].

L'analogie entre réseaux de nervures et réseaux de fractures, ainsi que la forme particulière de leur structure locale, suggère un rôle possible des forces mécaniques dans leur développement. Elles ont constitué le point de départ du présent travail, et leur étude fait l'objet des chapitres 2 et 3.

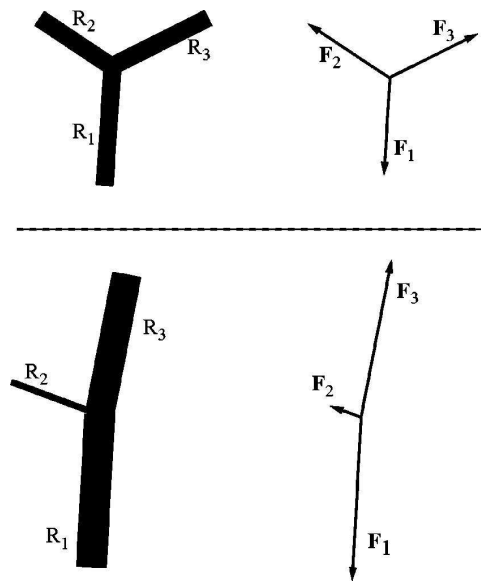


FIGURE 1.18 – Le modèle de force [15]. A chaque jonction entre nervures (qui se rencontrent généralement par trois), on associe aux nervures des « forces virtuelles » F_i orientées dans leur direction et de module proportionnel à leurs rayons R_i . On constate que ces forces sont à peu près équilibrées.

Chapitre 2

Contraintes mécaniques et différenciation

En s'appuyant sur une analogie entre les réseaux de fractures et les réseaux de nervures, Couder *et al.* [22] ont suggéré que les contraintes de compression auxquelles sont soumis les tissus internes des feuilles au cours de leur croissance pourraient jouer un rôle dans la différenciation des tissus vasculaires, et que la formation des réseaux de nervures s'apparenterait à une succession d'instabilités mécaniques (voir paragraphe 1.2.5). À la différence des explications en termes de flambage élastique de la forme ondulée du bord de certaines feuilles [71] ou de la phyllotaxie [42], le mécanisme proposé n'est toutefois pas à proprement parler une instabilité mécanique, puisque les contraintes de compression ne sont pas relâchées par un effondrement des cellules vasculaires, mais par un changement progressif de leur forme résultant d'une croissance anisotrope. Afin de préciser la nature de ce mécanisme, nous nous sommes proposé de développer un modèle de la formation des réseaux de nervures incorporant un couplage entre contraintes et différenciation. Un tel modèle permettrait en outre, à la différence d'un système physique, d'étudier l'effet sur les motifs obtenus de la croissance du domaine dans lequel se forment les nervures.

2.1 Principe

Le modèle proposé repose sur la représentation simplifiée de la structure mécanique d'une feuille illustrée par la figure 2.1. Le mésophylle est décrit comme un milieu élastique bidimensionnel, tandis que les épidermes inférieur et supérieur sont supposés inextensibles. Le couplage élastique entre les différentes couches est schématisé par des ressorts. On fait l'hypothèse de lois de croissance très simples. La croissance des tissus indifférenciés

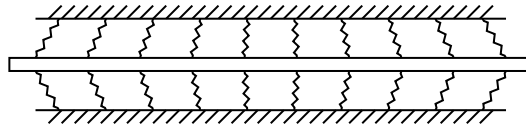


FIGURE 2.1 – Représentation schématique de la structure d'une feuille. Les tissus internes sont soumis à des contraintes de compression par l'épiderme.

est uniforme et isotrope. Les tissus vasculaires présentent une croissance anisotrope (allongement des cellules) pendant un intervalle de temps déterminé au moment de leur différenciation, puis reprennent une croissance uniforme et isotrope identique à celle des tissus indifférenciés (figure 2.2). La croissance des tissus vasculaires dans la direction longitudinale se fait au même rythme que celle des tissus indifférenciés, tandis qu'elle est plus lente dans la direction transversale au moment de la différenciation (figure 2.3), ce qui relâche les contraintes dans cette direction.

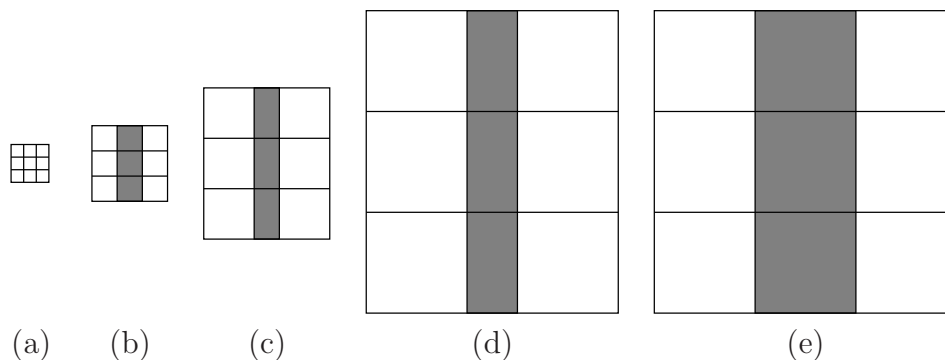


FIGURE 2.2 – (a) Etat initial indifférencié (b) Différenciation des tissus vasculaires (en gris) (c) Croissance anisotrope des tissus vasculaires (d) Reprise d'une croissance isotrope (e) Etat de référence correspondant à une croissance uniforme

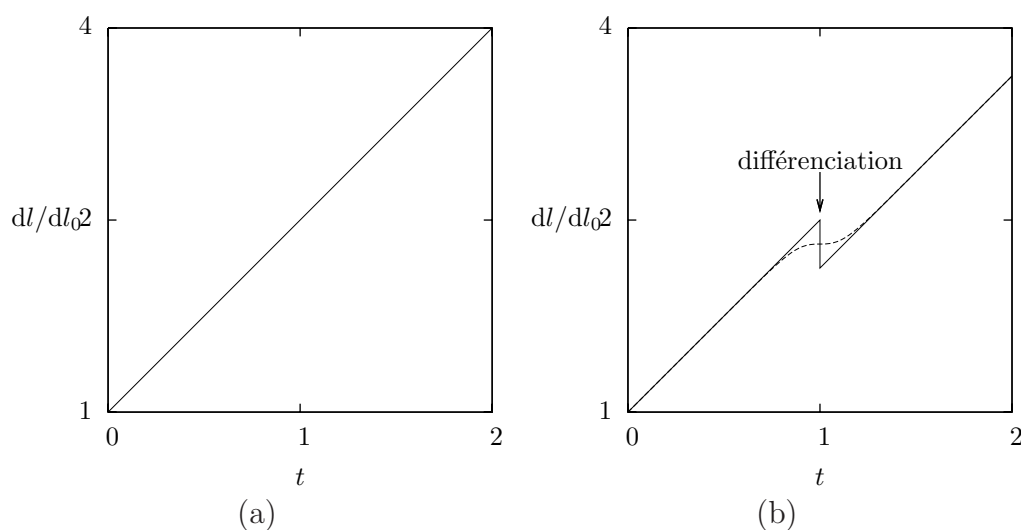


FIGURE 2.3 – (a) Les tissus indifférenciés croissent de façon uniforme. On a représenté ici sur une échelle semi-logarithmique l'évolution d'un élément de longueur dl . (b) Croissance des tissus vasculaires dans la direction transversale. La croissance est plus lente au moment de la différenciation. La courbe en trait plein est une idéalisation d'une période de croissance anisotrope (pointillés).

Dans ce qui suit, on utilisera la théorie de l'élasticité linéaire. Afin de préciser quelles approximations cela recouvre, et pour permettre d'envisager une variante non-linéaire

de notre modèle, nous rappellerons toutefois brièvement le principe de la description mathématique de la croissance, dont le cadre général est celui de l'élasticité en grandes déformations.

2.2 Description mathématique de la croissance

La croissance désigne l'augmentation des dimensions d'un corps par l'ajout de matière. Ce processus peut prendre deux formes principales. Dans la première, la croissance par apposition, l'ajout de matière se fait à la surface du corps. Ce mode de croissance est celui que l'on observe dans certains phénomènes physiques, comme la croissance cristalline, ainsi que dans la croissance des tissus durs (os, cornes, coquilles, ...), et inclut également la croissance marginale des feuilles de certaines espèces de plantes. Dans la croissance répartie, au contraire, l'ajout de matière se fait de manière distribuée dans le volume du corps. Ce mode de croissance est généralement celui des tissus mous, ainsi que des feuilles de dicotylédones auxquelles on s'intéresse ici.

Le point de départ d'une description de la croissance est une description cinématique [107], qui est analogue à la description des grandes déformations d'un corps élastique [82]. Dans les deux cas, on se donne une configuration de référence, qui peut être l'état initial du corps, et dans laquelle il occupe un domaine \mathcal{D}_0 , à laquelle on compare sa configuration actuelle, dans laquelle il occupe un domaine \mathcal{D} . La transformation du corps entre ces deux états est décrite par une application $\mathbf{x}(\mathbf{X})$ de \mathcal{D}_0 dans \mathcal{D} , qui associe à la position \mathbf{X} d'un point matériel dans la configuration de référence sa position \mathbf{x} dans la configuration actuelle. La déformation ou la croissance du voisinage d'un point \mathbf{X} est décrite par le gradient

$$\mathbf{F} = \frac{d\mathbf{x}}{d\mathbf{X}} \quad (2.1)$$

de la transformation. Si toutefois on se donne une loi de croissance quelconque, c'est-à-dire un champ \mathbf{F} arbitraire, il n'existe pas en général une transformation dont elle est le gradient¹. On dit dans ce cas que la croissance est incompatible, et des déformations élastiques sont nécessaires pour maintenir la continuité du corps au cours de la croissance. Ces déformations s'accompagnent de contraintes mécaniques, les contraintes résiduelles. Rodriguez *et al.* [93] ont proposé une représentation mathématique de la croissance permettant de tenir compte des déformations élastiques. Cette représentation repose sur une décomposition multiplicative de la transformation locale \mathbf{F} sous la forme

$$\mathbf{F} = \mathbf{F}_e \mathbf{F}_g, \quad (2.2)$$

où \mathbf{F}_e est la composante élastique de la déformation, et \mathbf{F}_g décrit la transformation d'un élément matériel résultant de la croissance, que l'on observerait s'il était isolé du reste du corps. Cette décomposition est unique à une rotation près, et l'on suppose généralement que \mathbf{F}_g est symétrique, la composante de rotation de la transformation étant intégrée à la déformation élastique. La décomposition de la déformation permet d'envisager une configuration intermédiaire virtuelle (figure 2.4). Toutefois, pour un champ de croissance \mathbf{F}_g incompatible, cette configuration virtuelle n'est définie que localement.

1. Les conditions de compatibilité que doit satisfaire \mathbf{F} pour dériver d'une transformation sont données par Skalak *et al.* [108].

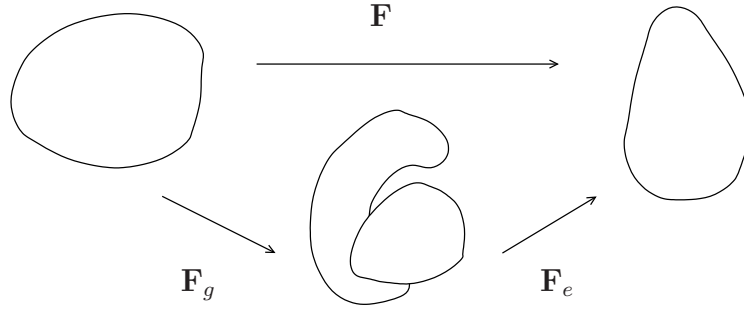


FIGURE 2.4 – Décomposition de la déformation totale en croissance et déformation élastique (d’après [93]). La configuration intermédiaire, virtuelle, n’est pas continue en général.

Pour compléter cette description, il faut d’une part se donner une loi constitutive décrivant le comportement élastique du corps. Une hypothèse usuelle est que le corps est hyperélastique, c’est-à-dire qu’il admet une densité d’énergie élastique $W(\mathbf{F})$ dont dérivent les contraintes. D’autre part, pour décrire l’évolution du système, il faut préciser une loi de croissance déterminant \mathbf{F}_g . Une situation fréquemment envisagée est celle où la croissance dépend des contraintes. Rodriguez *et al.* [93] donnent l’exemple d’un modèle de la croissance osseuse où le taux de croissance dépend linéairement de l’écart à une contrainte homéostatique.

2.3 Mise en équations

Les hypothèses que l’on a faites sur les lois de croissance des différents tissus permettent de grandes simplifications par rapport à la méthode générale que l’on vient de présenter. En effet, on peut ici choisir comme état de référence, plutôt que l’état initial du tissu, antérieur à sa croissance, l’état dans lequel il se trouverait si sa croissance avait été uniforme (figure 2.2e). On décompose ainsi la déformation totale sous la forme

$$\mathbf{F} = \mathbf{F}_e \mathbf{F}_r \mathbf{F}_u, \quad (2.3)$$

où \mathbf{F}_r décrit la déformation résultant de la différenciation éventuelle ($\mathbf{F}_r = \mathbf{1}$ pour les tissus indifférenciés), et \mathbf{F}_u correspond aux épisodes de croissance uniforme². Il est alors possible de considérer une limite où les déformations associées à la différenciation sont petites,

$$\mathbf{F}_r \simeq \mathbf{1}. \quad (2.4)$$

On retrouve ainsi le cadre de l’élasticité linéaire, et l’on décrit la configuration du corps par les déplacements

$$\mathbf{u} = \mathbf{x} - \mathbf{X}, \quad (2.5)$$

2. Si γ est le taux de croissance et t le temps écoulé depuis l’instant initial, on a $\mathbf{F}_u = e^{\gamma t} \mathbf{1}$. La croissance étant uniforme et isotrope, on peut regrouper les contributions à la déformation totale des épisodes de croissance qui précèdent et suivent la différenciation éventuelle.

et ses déformations par le tenseur

$$\boldsymbol{\epsilon} = \frac{1}{2}(\text{grad } \mathbf{u} + \text{grad}^T \mathbf{u}). \quad (2.6)$$

La décomposition multiplicative 2.3 se réduit alors à une décomposition additive de $\boldsymbol{\epsilon}$,

$$\boldsymbol{\epsilon} = \boldsymbol{\epsilon}_r + \boldsymbol{\epsilon}_e. \quad (2.7)$$

Pour décrire l'évolution des tissus, on s'est inspiré de la méthode du champ de phase, utilisée pour la modélisation des problèmes d'interface, comme la solidification [14], l'évolution des microstructures [19], les écoulements multiphasiques [6], la dynamique des vésicules [13] ou la fracture [54]. Le principe de cette méthode consiste à introduire un champ appelé champ de phase, dont la valeur en un point dépend de la phase du système dans laquelle se trouve ce point, et dont l'évolution est couplée à celles des autres champs caractérisant l'état du système. Le champ de phase varie continûment, et les interfaces entre les différentes phases présentent une épaisseur finie. Ces interfaces diffuses donnent une représentation implicite de la position des interfaces entre phases, qui permet de décrire bien aisément que par une représentation explicite les changements de leur topologie, comme la division ou la coalescence de domaines d'une phase. D'une manière analogue, on introduit ici un champ ϕ dont la valeur est différente dans le tissu indifférencié et dans le tissu vasculaire, et dont on suppose qu'il contient toute l'information pertinente sur l'état du tissu. En particulier, on peut exprimer comme une fonction de ϕ la configuration naturelle d'un élément du tissu,

$$\boldsymbol{\epsilon}_r \equiv \boldsymbol{\epsilon}_r(\phi). \quad (2.8)$$

Pour décrire l'évolution du système, on peut supposer que les temps caractéristiques de la croissance sont grands par rapport aux temps caractéristiques de la relaxation mécanique, si bien que le système est à tout instant dans un état d'équilibre mécanique, état qui minimise son énergie mécanique. L'épiderme étant supposé indéformable, cette énergie comprend deux termes, l'énergie élastique des tissus internes, et l'énergie potentielle associée à leur couplage avec l'épiderme. On envisage le couplage entre différenciation et contraintes comme le résultat de la croissance anisotrope des tissus vasculaires, et l'on négligera l'effet de la différenciation sur leurs propriétés mécaniques, que l'on supposera isotropes comme celles des tissus indifférenciés³. La densité d'énergie élastique e dans les tissus internes a donc la forme [63]

$$e = \frac{\lambda}{2} (\text{Tr } \boldsymbol{\epsilon}_e)^2 + \mu |\boldsymbol{\epsilon}_e|^2, \quad (2.9)$$

où λ et μ sont deux modules élastiques, ce qui conduit pour leur énergie élastique E_e à l'expression

$$E_e = \int \left[\frac{\lambda}{2} \text{Tr}^2(\boldsymbol{\epsilon} - \boldsymbol{\epsilon}_r) + \mu |\boldsymbol{\epsilon} - \boldsymbol{\epsilon}_r|^2 \right] dS. \quad (2.10)$$

La croissance de l'épiderme est supposée uniforme, mais peut être différente de celle des tissus indifférenciés. On caractérise cette différence par un tenseur de déformation $\boldsymbol{\eta}$, qui

3. Les cellules vasculaires étant allongées il y a tout lieu de penser que les tissus vasculaires ont en réalité un comportement mécanique anisotrope.

décrit la configuration naturelle de l'épiderme relativement à l'état de référence des tissus internes⁴. Avec cette définition, l'énergie potentielle E_p associée au couplage élastique schématisé par des ressorts sur la figure 2.1 est

$$E_p = \int \frac{k}{2} |\mathbf{u} - \boldsymbol{\eta} \mathbf{x}|^2 dS, \quad (2.11)$$

où k est la raideur des ressorts. Les ressorts représentent la résistance au cisaillement des tissus de la feuille. Ainsi, si h est l'épaisseur de la feuille, k est d'ordre

$$k \sim \frac{\mu}{h^2}. \quad (2.12)$$

Pour clore le modèle, il reste à préciser comment évolue l'état des tissus, c'est-à-dire ϕ . En s'inspirant des modèles de champ de phase, on supposera que cette évolution est gouvernée par une « fonctionnelle d'énergie »

$$E = \int \left[\frac{\lambda}{2} \text{Tr}^2(\boldsymbol{\epsilon} - \boldsymbol{\epsilon}_r) + \mu |\boldsymbol{\epsilon} - \boldsymbol{\epsilon}_r|^2 + f(\phi) + \frac{D}{2} |\text{grad } \phi|^2 + \frac{k}{2} |\mathbf{u} - \boldsymbol{\eta} \mathbf{x}|^2 \right] dS. \quad (2.13)$$

L'état d'équilibre mécanique instantané satisfait

$$\frac{\delta E}{\delta \mathbf{u}} = 0, \quad (2.14)$$

et ϕ évolue suivant l'équation de relaxation

$$\dot{\phi} = -\frac{\delta E}{\delta \phi}. \quad (2.15)$$

En toute généralité, si l'on suppose que l'évolution des tissus dépend de leur état actuel et des contraintes mécaniques $\boldsymbol{\sigma}$, il faudrait se donner une loi d'évolution de la forme

$$\dot{\phi} = f(\phi, \boldsymbol{\sigma}). \quad (2.16)$$

Mais une telle loi serait susceptible de conduire à une grande variété de comportements, comme la propagation d'ondes [11]. On envisage au contraire l'évolution du système comme une succession d'états d'équilibres, ce qui justifie la forme de l'équation d'évolution choisie. D'un point de vue biologique, on peut l'interpréter comme l'expression d'une tendance des tissus à rétablir un état homéostatique par la formation de nouvelles nervures.

A l'examen de l'équation 2.13, on voit que le système, outre sa taille, est caractérisé par deux longueurs caractéristiques, une « longueur de diffusion »

$$l_D = \sqrt{\frac{D}{\lambda}}, \quad (2.17)$$

et une longueur élastique

$$l_e = \sqrt{\frac{\lambda}{k}} \sim h \quad (2.18)$$

4. L'hypothèse d'une compression des tissus internes par l'épiderme se traduit par le fait que les valeurs propres de $\boldsymbol{\eta}$ sont négatives.

qui correspond à la portée du couplage élastique⁵. Le terme de gradient est ici introduit comme un terme de régularisation, sans origine physique ou biologique, et l'on supposera que la longueur de diffusion est faible devant la longueur élastique. Dans une feuille de forme aplatie, la longueur élastique, de l'ordre de son épaisseur, est faible devant ses autres dimensions.

2.4 Equivalence avec un milieu élastique non-linéaire

Les équations que l'on a écrites sont équivalentes aux équations d'évolution d'une microstructure dont les phases présentent des configurations naturelles différentes⁶. Dans ce contexte, on s'intéresse généralement à la dynamique hors-équilibre du système. Une manière usuelle de transformer les équations consiste alors à éliminer les déplacements, ce qui donne une équation d'évolution pour le champ de phase seul, dans laquelle le couplage élastique se traduit par des termes non-locaux. Ici, on envisage l'évolution du système comme une succession d'états d'équilibre, et une autre transformation est appropriée. En effet, dans les cas que l'on envisagera en pratique, l'énergie présente pour un état donné du champ de déplacement un unique minimum par rapport au champ ϕ , ce qui permet d'éliminer le champ de phase et de paramétrer les états d'équilibre du système par les seuls déplacements, et d'exprimer son énergie comme

$$E\{\phi, \mathbf{u}\} \equiv E\{\mathbf{u}\} \quad (2.19)$$

Cette transformation prend une forme particulièrement simple si l'on néglige le terme de gradient. On en alors tout point

$$\phi \equiv \phi(\boldsymbol{\epsilon}), \quad (2.20)$$

et l'on peut écrire l'énergie comme

$$E\{\mathbf{u}\} = \int \left[e(\boldsymbol{\epsilon}) + \frac{k}{2} |\mathbf{u} - \boldsymbol{\eta} \mathbf{x}|^2 \right] dS, \quad (2.21)$$

où le terme

$$e(\boldsymbol{\epsilon}) = \frac{\lambda}{2} \text{Tr}^2(\boldsymbol{\epsilon} - \boldsymbol{\epsilon}_r(\phi)) + \mu |\boldsymbol{\epsilon} - \boldsymbol{\epsilon}_r(\phi)|^2 + f(\phi) \quad (2.22)$$

peut être interprété comme la densité d'énergie élastique d'un milieu non-linéaire. Ceci montre que les états d'équilibre du système sont équivalents à ceux d'un milieu élastique non-linéaire. En considérant un critère énergétique de stabilité, on voit en outre que leur stabilité est identique.

2.5 Système unidimensionnel

On considère pour commencer un système invariant suivant une direction, que l'on pourrait envisager comme une idéalisation de la nervation parallèle d'une monocotylédone

5. Si l'on applique une force en un point des tissus internes, l_e est la portée des déplacements qui en résultent.

6. E est alors l'énergie libre du système et f le potentiel chimique de chaque phase dans sa configuration naturelle.

(voir le chapitre 1). Puisque toutes les nervures ont la même orientation, on peut caractériser entièrement l'état du tissu en un point par un champ ϕ scalaire⁷. On suppose que ϕ prend ses valeurs dans l'intervalle $[0, 1]$, avec $\phi = 0$ dans le tissu indifférencié et $\phi = 1$ dans le tissu vasculaire. L'énergie 2.13 prend la forme⁸

$$E = \int \left[f(\phi) + \frac{D}{2} \phi'^2 + \frac{\mu}{2} (\epsilon - \epsilon_r(\phi))^2 + \frac{k}{2} (u - \eta x)^2 \right] dx. \quad (2.23)$$

On a par hypothèse

$$\epsilon_r(0) = 0 \quad (2.24)$$

dans le tissu indifférencié, et l'on note

$$\zeta = \epsilon_r(1) \quad (2.25)$$

l'état naturel du tissu vasculaire. Par la suite, on utilisera la valeur numérique⁹ $\zeta = -1$. On définit la fonction g par

$$\epsilon_r(\phi) = \zeta g(\phi) \quad (2.26)$$

et l'on pose¹⁰

$$f(\phi) = \alpha g(\phi)^2 + \beta g(\phi). \quad (2.27)$$

L'équation d'équilibre mécanique

$$\frac{\delta E}{\delta u} = 0 \quad (2.28)$$

peut s'écrire

$$\partial_x \sigma + f = 0 \quad (2.29)$$

où la σ est la contrainte donnée par

$$\sigma = \mu(\epsilon - \epsilon_r) \quad (2.30)$$

et f la force de rappel

$$f = -k(u - \eta x). \quad (2.31)$$

7. On verra qu'un champ tensoriel est en revanche nécessaire à deux dimensions pour décrire l'orientation des tissus vasculaires.

8. Sous cette forme unidimensionnelle, ce modèle est équivalent à un modèle de morphogenèse épithéliale proposé par Belintsev *et al.* [10]. Dans ce modèle, les variations de la configuration naturelle sont associées à un état polarisé de certaines cellules, qui se manifeste par leur allongement dans une direction transversale au plan de l'épithélium, et le terme de gradient à un couplage local entre la polarisation des cellules.

9. L'hypothèse des petites déformations serait au contraire $|\zeta| \ll 1$, mais on peut se ramener à $\zeta = -1$ en rapportant tous les déplacements et les déformations à $|\zeta|$.

10. On justifiera ce choix *a posteriori*, en montrant que le comportement obtenu est celui que l'on souhaitait décrire.

2.5.1 Milieu non-linéaire équivalent

Pour étudier la réponse des tissus internes considérés isolément, on suit la démarche décrite au paragraphe 2.4. Cette réponse est indépendante de la forme particulière prise par la fonction g définie par l'équation 2.26, et l'on supposera ici $g(\phi) = \phi$. Pour une valeur donnée de la déformation totale ϵ , le champ de phase ϕ est stationnaire si

$$\frac{\delta E}{\delta \phi} = 0, \quad (2.32)$$

soit

$$2\alpha\phi + \beta - \zeta\mu(\epsilon - \zeta\phi) = 0. \quad (2.33)$$

On vérifie que l'énergie possède un unique minimum pour toute valeur de ϵ , atteint pour

$$\phi = \frac{\zeta\mu\epsilon - \beta}{\zeta^2\mu + 2\alpha} \quad (2.34)$$

si cette valeur de ϕ est comprise dans l'intervalle $[0, 1]$, et

$$\phi = 0 \text{ si } \epsilon \geq \epsilon_0 = \frac{\beta}{\zeta\mu} \quad (2.35)$$

$$\phi = 1 \text{ si } \epsilon \leq \epsilon_1 = \frac{\zeta^2\mu + 2\alpha + \beta}{\zeta\mu} \quad (2.36)$$

ϕ varie donc linéairement en fonction de ϵ dans l'intervalle $[\epsilon_1, \epsilon_0]$, et la courbe contrainte-déplacement décrivant la réponse des tissus internes est linéaire par morceaux (figure 2.5a).

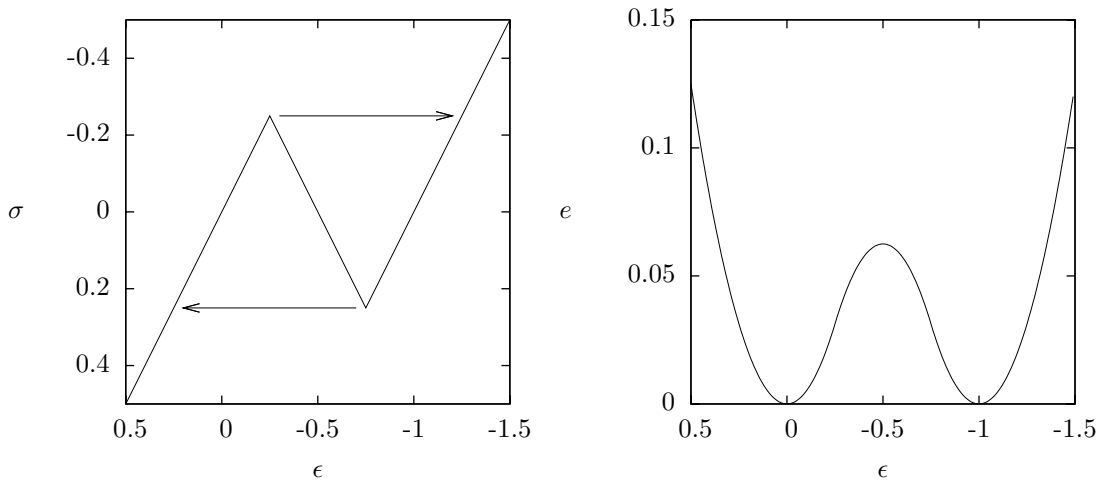


FIGURE 2.5 – (a) Courbe contrainte-déplacement décrivant la réponse des tissus internes. Les paramètres sont $\mu = 1$, $\zeta = -1$, $\alpha = 1/4$, $\beta = 1/4$. (b) La densité d'énergie élastique correspondante.

2.5.2 Etude de stabilité

Comme le montre ce qui précède, la stabilité des tissus internes est équivalente à celle d'un milieu élastique unidimensionnel présentant une réponse non monotone, ou de manière équivalente, une énergie non convexe. Il s'agit là d'un problème classique de l'élasticité, étudié notamment par Ericksen [32], et qui s'apparente au modèle de fluide de Van der Waals. Si l'on soumet un tel milieu à un cycle de chargement-déchargement à contrainte imposée, il présente une hystérésis indiquée sur la figure 2.5a par des flèches. A déplacement imposé, si la déformation moyenne se trouve dans le domaine où

$$\frac{\partial \sigma}{\partial \epsilon} < 0 \quad (2.37)$$

(l'intervalle $[-3/4, -1/4]$ sur la figure 2.5a), un état uniforme est instable et l'on observe une coexistence de « phases » présentant des déformations différentes. De même que pour une transition de phase dans un fluide, les déformations à la coexistence (ici, $\epsilon = 0$ et $\epsilon = -1$) peuvent être déterminées graphiquement en construisant la double tangente à la courbe d'énergie (figure 2.5b), et la contrainte possède une valeur déterminée (ici, $\sigma = 0$), qui satisfait à la règle des aires égales de Maxwell. Les états intermédiaires entre les déformations à la coexistence et le seuil d'instabilité, pour lesquels

$$\frac{\partial \sigma}{\partial \epsilon} > 0 \quad (2.38)$$

sont métastables. Si l'on revient au système composé des tissus internes et de l'épiderme, la description du comportement des tissus internes que l'on vient de donner reste valable localement. En particulier, la déformation est susceptible de présenter des discontinuités séparant différentes phases, et les conditions d'équilibre entre les phases sont satisfaites au voisinage de ces interfaces.

On conclut que la réponse des tissus correspond au comportement que l'on souhaitait décrire. Les caractéristiques essentielles de cette réponse, qui gouverneront l'évolution du système, sont l'existence d'une contrainte seuil au-delà de laquelle une instabilité se produit, entraînant la formation d'une phase distincte, et d'une contrainte d'équilibre qui est restaurée à l'issue de cette instabilité. Dans la suite, on supposera nulle cette « contrainte homéostatique ». Ce choix est sans grande incidence, la réponse la plus générale étant analogue à une constante près. Un choix plus significatif est celui de la contrainte seuil, qui détermine la proportion du système qui passe à l'état $\phi = 1$ à l'issue de l'instabilité, c'est-à-dire la proportion du tissu vasculaire dans les motifs obtenus. On peut ici fixer indépendamment le seuil d'instabilité et la contrainte d'équilibre entre les phases, du fait de la forme choisie pour le potentiel $f(\phi)$ (équation 2.27). Il convient de noter que ce potentiel n'a pas la forme en double-puits habituellement utilisée dans les modèles de champ de phase, qui assure la bistabilité de la phase. La bistabilité du milieu n'est pas liée ici directement à la structure de f (ϕ varie continûment entre 0 et 1 lorsque la déformation varie), mais provient de l'instabilité mécanique due à la courbe contrainte-déplacement non monotone.

2.5.3 Evolution du système

Les figures 2.6 et 2.7 illustrent l'évolution du système¹¹ lorsque l'on augmente progressivement la compression imposée par l'épiderme en faisant varier η . Conformément à l'étude de stabilité du paragraphe précédent, on constate que le tissu reste dans l'état indifférencié (a) jusqu'à ce que les contraintes atteignent une valeur seuil ($\sigma = -0,25$). Lorsque le seuil est atteint, une instabilité se produit, et une domaine de taille finie se « différencie », relâchant localement les contraintes de compression (b).

Une seconde instabilité se produit à une compression supérieure (c), et de nouveaux domaines différenciés se forment. Quand la compression η se rapproche de la valeur ζ de la déformation naturelle du tissu vasculaire, les domaines différenciés coalescent puis occupent l'ensemble du système¹².

Le comportement du modèle peut être déterminé analytiquement dans la limite où l'on néglige l'épaisseur des interfaces. Nous ne présenterons pas ce calcul de façon détaillée, mais indiquerons seulement la forme que prennent les solutions. Au sein de chaque phase, le champ de phase ϕ est uniforme, égal à 0 ou 1, de sorte que

$$\frac{d\sigma}{dx} = \mu \frac{d^2u}{dx^2}. \quad (2.40)$$

L'équation d'équilibre mécanique 2.29 s'écrit alors

$$\mu u'' - k(u - \eta x) = 0, \quad (2.41)$$

qui admet des solutions de la forme

$$u = \eta x + Ae^{\frac{x}{l_e}} + Be^{-\frac{x}{l_e}}, \quad (2.42)$$

où l'on rappelle que

$$l_e = \sqrt{\frac{k}{\mu}}. \quad (2.43)$$

L'état du système est obtenu en raccordant les solutions obtenues au sein de chaque phase conformément aux conditions d'équilibre aux interfaces.

2.5.4 Croissance

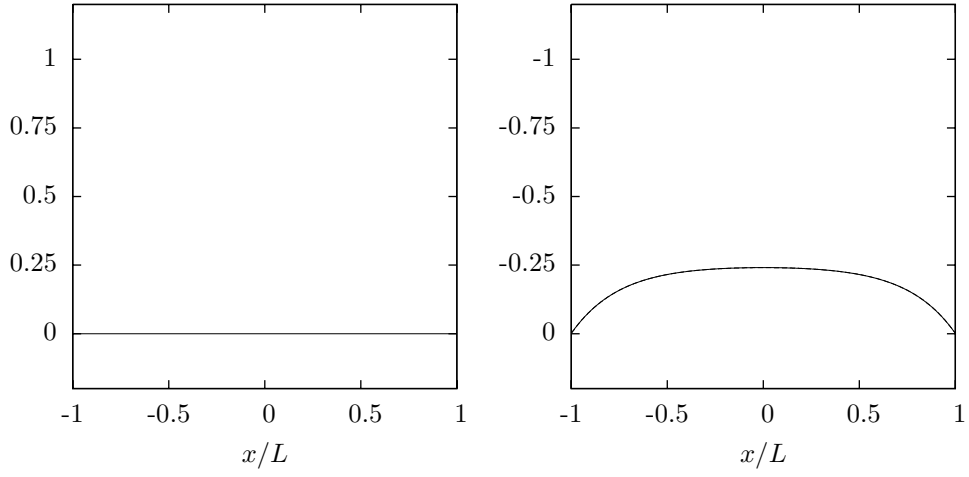
Au paragraphe précédent, on a étudié l'évolution du système lorsque la longueur au repos de l'épiderme varie. Dans une feuille, les contraintes résiduelles résultent de la croissance des différents tissus qui la composent. Une hypothèse simple serait que l'épiderme

11. Pour cette étude numérique, la fonction g définie par l'équation 2.26 a la forme

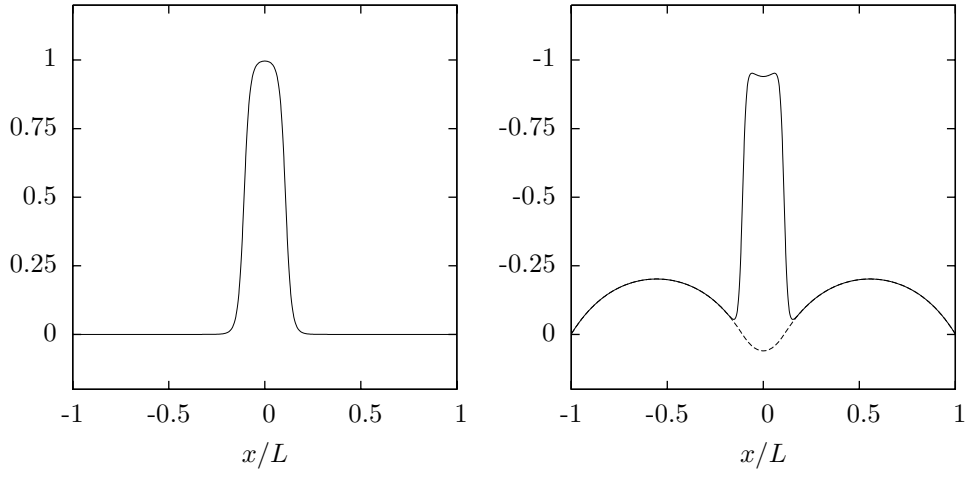
$$g(\phi) = 3\phi^2 - 2\phi^3. \quad (2.39)$$

Cette fonction satisfait $g'(0) = g'(1) = 0$, de telle sorte que les états $\phi = 0$ et $\phi = 1$ sont stationnaires, et ϕ reste toujours dans l'intervalle $[0, 1]$.

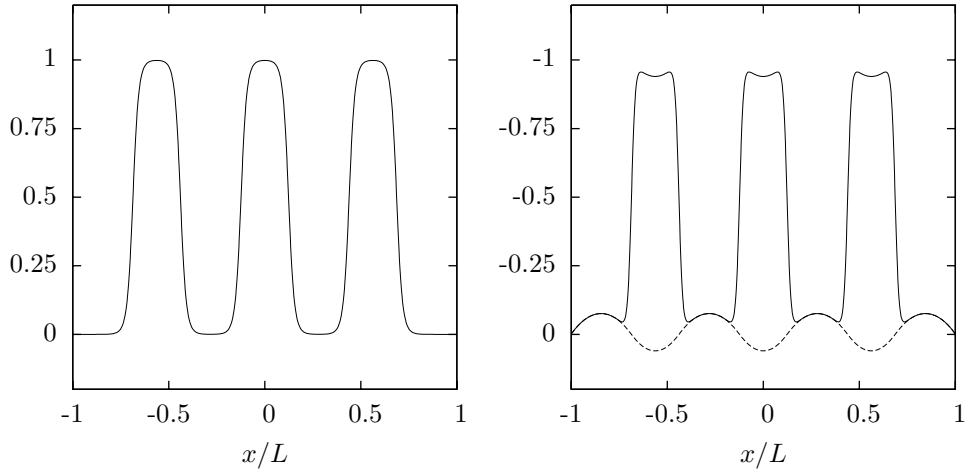
12. Il est à noter que le système présente une symétrie parfaite $\phi \rightarrow 1 - \phi$. On peut donc par symétrie déduire de la figure 2.7 l'évolution qui accompagnerait le déchargement du système depuis l'état final $\eta = -1$. L'hystérésis qui s'y observerait est reflétée par l'asymétrie de cette figure.



(a) $\eta = -0,25$



(b) $\eta = -0,3$



(c) $\eta = -0,45$

FIGURE 2.6 – Evolution de l'état des tissus internes en fonction de la déformation η de l'épiderme. La demi-longueur du système est $L = 1$, $D = 4.10^{-4}$, et $k = 16$ ($l_D = 0,02$ et $l_e = 1/4$). Colonne de gauche : champ de phase ϕ . Colonne de droite : déformation ϵ (trait plein) et contrainte σ (pointillés).

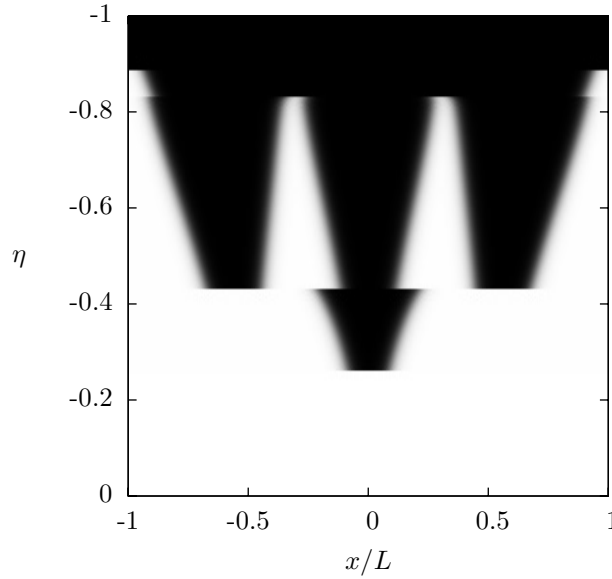


FIGURE 2.7 – Evolution de l'état des tissus internes en fonction de la déformation η de l'épiderme. Les tissus différenciés ($\phi = 1$) apparaissent en noir.

présente un taux de croissance plus faible que les tissus internes. Cependant, le rapport entre leurs longueurs au repos croîtrait alors sans limite. On supposera donc qu'ils croissent au même rythme, mais que leurs longueurs au repos initiales sont différentes. En notant que l'épaisseur d'une feuille est relativement constante au cours de sa croissance, on supposera que la longueur élastique l_e est constante. Les contraintes résiduelles augmentent alors avec les dimensions du système. En effet, dans un système de dimensions grandes devant l_e , l'épiderme impose une déformation η aux tissus internes loin des bords, tandis que dans un système dont la taille est du même ordre que l_e , l'effet des bords se fait partout sentir. Comme le montre la figure 2.8, on observe dans un système en croissance une cascade d'instabilités qui tend à maintenir une distance à peu près constante entre les structures différenciées, dont la taille reste également toujours du même ordre. Il s'agit là d'un résultat habituel dans les systèmes couplés à une fondation élastique. Celle-ci introduit en effet une longueur caractéristique, ici la longueur élastique l_e , qui gouverne les motifs obtenus¹³. Pour décrire la succession d'instabilités observées, on peut tracer un diagramme de phase du système, où l'on représente l'énergie d'états d'équilibre comprenant différents nombres de domaines différenciés (figure 2.9). Une instabilité se produit lorsque l'on atteint l'extrémité d'une branche, puis une évolution graduelle reprend sur une autre branche d'équilibre.

2.5.5 Irréversibilité

Comme on le voit sur les figures 2.7 et 2.8, la transition entre les deux phases est réversible¹⁴, si bien que la largeur des structures différenciées peut diminuer si les

13. L'annexe B en donne un exemple.

14. On n'entend pas ici le terme réversible au sens thermodynamique. Précisons toutefois à ce sujet que l'instabilité observée ici, sous-critique, s'accompagne d'une dissipation d'énergie. En présence d'un

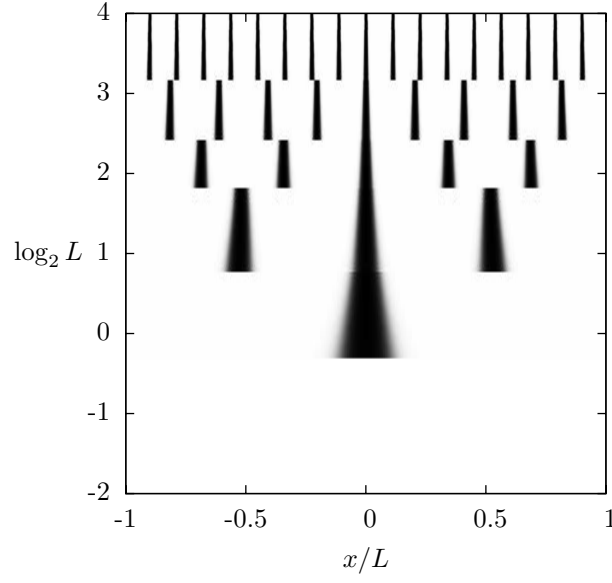


FIGURE 2.8 – Evolution des tissus internes lorsque le système croît, avec $\eta = -0,275$. Les valeurs des autres paramètres sont les mêmes que sur les figures précédentes.

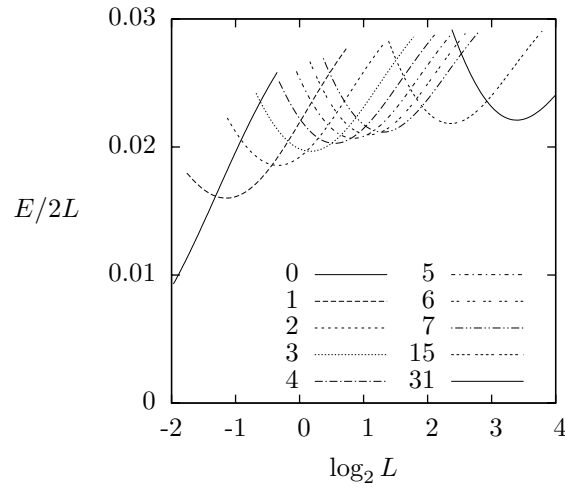


FIGURE 2.9 – Diagramme de phase du système dont l'évolution est représentée sur la figure 2.8. On a tracé en fonction de la taille du système l'énergie d'états d'équilibres stables comprenant différents nombres de domaines différenciés. Une instabilité se produit quand on atteint l'extrémité d'une branche du diagramme.

contraintes auxquelles elles sont soumises diminuent, et qu'elles peuvent se déplacer à la faveur d'une instabilité. On souhaite au contraire que la différenciation des tissus vasculaires soit irréversible, et l'on impose donc la règle supplémentaire

$$\dot{\phi} \leq 0 \text{ si } \phi \geq \frac{1}{2}. \quad (2.44)$$

Comme le montre la figure 2.10, on obtient alors une structure hiérarchique, où la taille des domaines différenciés garde la trace de l'instant où ils se sont formés.

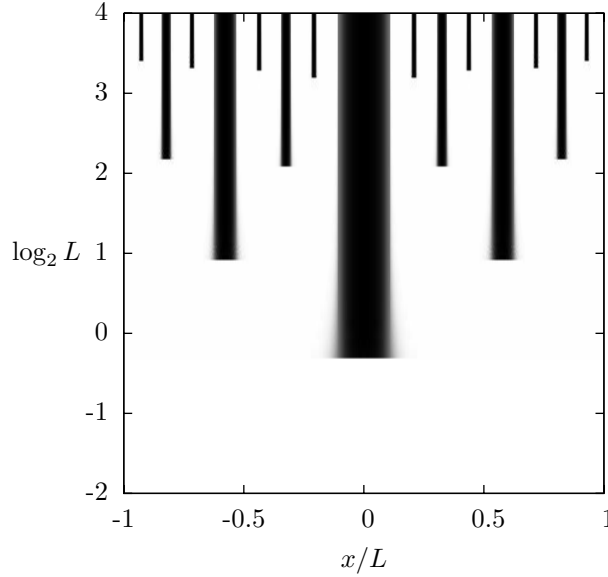


FIGURE 2.10 – Evolution irréversible des tissus internes

2.5.6 Inhomogénéités

On a supposé jusqu'ici le système parfaitement homogène, là où la structure microscopique des tissus vivants est désordonnée. Pour étudier l'effet de ces inhomogénéités, on a repris les mêmes simulations en posant

$$\epsilon_r = (g(\phi) + r(x))\zeta, \quad (2.45)$$

où $r(x)$ est une fonction aléatoire. Le seuil d'instabilité au point x est alors décalé de $\mu\zeta r(x)$. Si l'on trace la courbe contrainte-déplacement d'un échantillon des tissus internes, on retrouve un résultat usuel dans l'étude des systèmes désordonnés, qui est que les inhomogénéités peuvent faire disparaître les états métastables du système homogène (figure 2.11).

terme de gradient, le déplacement graduel des interfaces entre deux instabilités est lui réversible au sens thermodynamique. Si l'on considère un modèle analogue comprenant des degrés de liberté internes bistables, mais qui ne sont pas couplés par un terme de gradient, le basculement de chaque degré de liberté interne s'accompagne d'une dissipation sous forme d'ondes élastiques. Un tel modèle peut être utilisé pour décrire la plasticité [119].

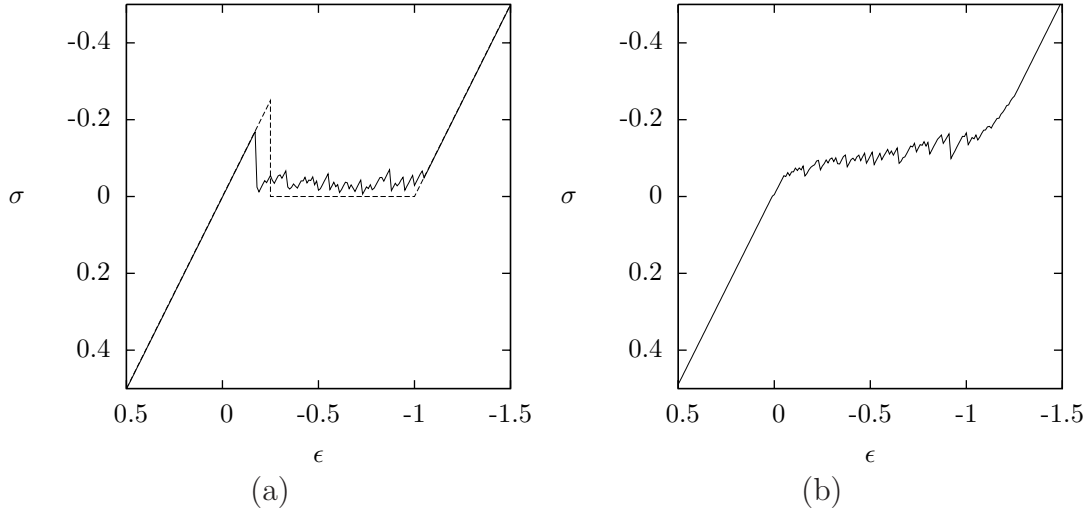


FIGURE 2.11 – Réponse d’un système inhomogène. (a) Avec un désordre faible, la réponse est proche de celle du système homogène (en pointillés). (b) Avec un désordre plus important, les états métastables disparaissent complètement, et la réponse présente simplement un plateau. Une telle courbe de réponse est analogue à celle d’une mousse solide [39], qui est un exemple classique de matériau non-linéaire désordonné.

Comme le montre la figure 2.12, les motifs obtenus dans un système inhomogène sont irréguliers. Nous n’avons pas poussé très loin cette étude, mais nos résultats sont conformes à la discussion que donnent Bohn *et al.* [17] dans le cas des réseaux de fracture. Le facteur essentiel est le rapport entre la taille du système et la longueur élastique l_e . Pour un système de grande taille, les contraintes sont relativement uniformes loin des bords et les inhomogénéités déterminent le lieu où se produit l’instabilité. Pour un système de taille comparable à l_e , c’est la position du maximum des contraintes qui est déterminante. Notons une différence entre un système en croissance et les réseaux de fracture. Dans ce dernier cas, la taille des domaines délimités par les fractures diminue au fur et à mesure que de nouvelles fractures apparaissent, de sorte que l’on passe progressivement de la première situation (l’emplacement des premières fractures n’est pas reproductible) à la seconde (la position des fractures existantes détermine celle des fractures qui se forment tardivement), jusqu’à ce que le processus s’interrompe. Dans le cas d’un système en croissance, il se peut que la taille des domaines reste invariable au cours du temps, et que l’on reste toujours dans un même régime.

2.6 Système bidimensionnel

A deux dimensions, un champ scalaire ne suffit plus à décrire l’état du tissu. Il faut que ϕ contienne une information sur l’orientation du tissu, dont dépend sa configuration naturelle ϵ_r . Le plus simple est d’identifier ϕ et ϵ_r , puisque la configuration naturelle caractérise complètement le tissu du point de vue de notre modèle. L’énergie 2.13 prend

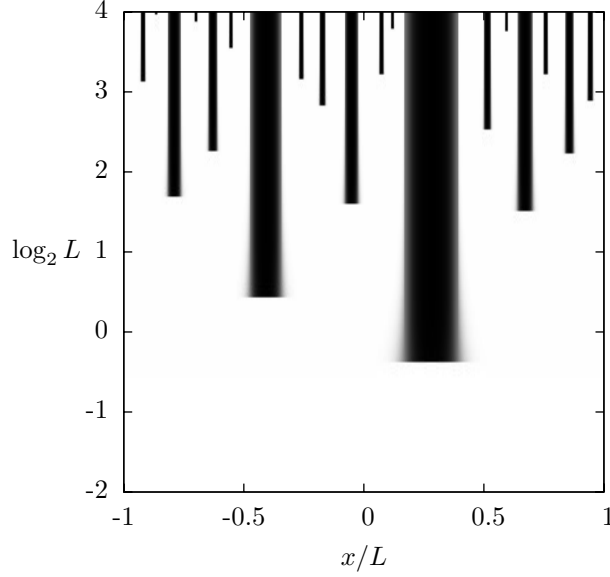


FIGURE 2.12 – Evolution avec du désordre

alors la forme

$$E = \int \left[\frac{\lambda}{2} \text{Tr}^2(\epsilon - \epsilon_r) + \mu |\epsilon - \epsilon_r|^2 + f(\epsilon_r) + \frac{D}{2} |\text{grad } \epsilon_r|^2 + \frac{k}{2} |\mathbf{u} - \eta \mathbf{x}|^2 \right] dS. \quad (2.46)$$

Le modèle est supposé invariant par tout changement de référentiel (le système n'admet pas de direction préférentielle), de sorte que le potentiel f peut s'exprimer comme une fonction des invariants tensoriels de ϵ_r , par exemple ses valeurs propres (les déformations propres), ou sa trace et sa norme.

De même que dans le cas unidimensionnel, la possibilité de déformations discontinues en élasticité a également été étudiée à deux dimensions, notamment par Knowles et Sternberg [56]. On obtient alors des conditions d'équilibre entre les phases qui sont plus complexes, et incluent la continuité des contraintes normales à l'interface et celle des déformations tangentielles. À défaut de réaliser une étude analytique du problème, on s'est contenté de construire heuristiquement différentes formes du potentiel f et d'étudier numériquement les motifs obtenus. Pour obtenir des structures allongées, on a cherché des potentiels tels qu'ils permettent un équilibre entre une phase non déformée et une phase présentant une déformation uniaxiale. Ceci est le cas si le potentiel présente des minima égaux en $\epsilon_r = 0$ et pour une déformation uniaxiale donnée. La première possibilité que nous avons envisagée est

$$f(\epsilon_r) = -\frac{1}{2} \left(|\epsilon_r| - \frac{1}{2} \right)^2 + \left(|\epsilon_r| - \frac{1}{2} \right)^4 \quad (2.47)$$

Cette fonction présente un minimum en 0 et sur le cercle d'équation $|\epsilon_r| = 1$ (figure 2.13). Une classe de potentiels que l'on a également considérée est constituée des polynômes des invariants tensoriels de ϵ_r ,

$$f(\epsilon_r) = \sum_{i,j} c_{ij} (\text{Tr } \epsilon_r)^i |\epsilon_r|^{2j} \quad (2.48)$$

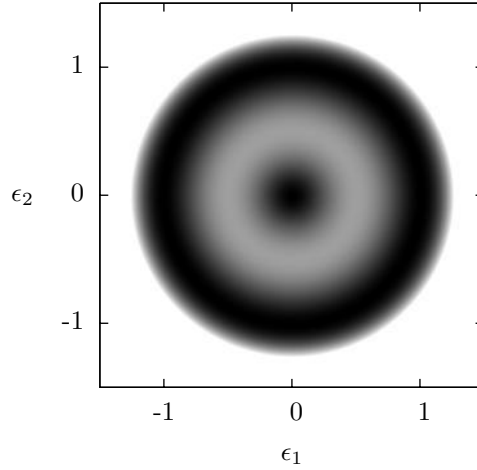


FIGURE 2.13 – Le potentiel de l'équation 2.47, en fonction des déformations principales ϵ_1 et ϵ_2 . Les minima apparaissent en noir.

On a construit ainsi un potentiel présentant des minima correspondant aux déformations uniaxiales $\epsilon_{rij} = -\delta_{ik}$, $k = x, y$ (figure 2.14).

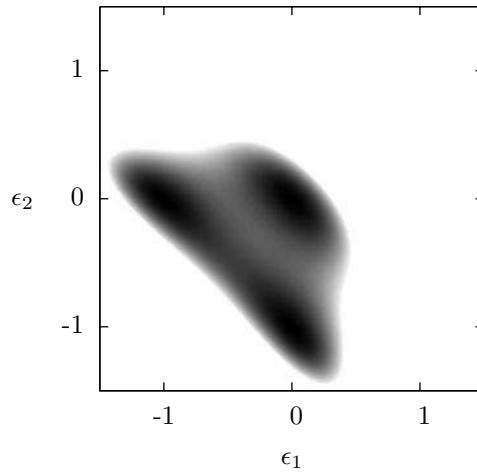


FIGURE 2.14 – Un potentiel polynomial qui présente des minima pour des déformations uniaxiales

2.6.1 Relaxation vers un état d'équilibre

Avant d'étudier le modèle complet, qui décrit une évolution irréversible dans un système en croissance, on présentera ici quelques observations de l'évolution réversible du système vers un état d'équilibre, qui éclairent son comportement. La figure 2.15 montre la relaxation des tissus internes seuls soumis à une contrainte de compression. On a considéré ici des conditions aux bords périodiques, pour lesquelles l'état d'équilibre mécanique peut

être déterminé par transformée de Fourier¹⁵. Dans un processus analogue à l'évolution d'une microstructure, on observe la formation de domaines de taille croissante, jusqu'à ce que toute la déformation soit concentrée dans une structure unique. On vérifie que les domaines indifférenciés sont peu déformés, et ont principalement un déplacement de translation ou de rotation solide, tandis que la compression se concentre dans les domaines différenciés (figure 2.16). La compression isotrope imposée est partagée entre des domaines qui présentent une compression uniaxiale suivant différentes directions. Pour

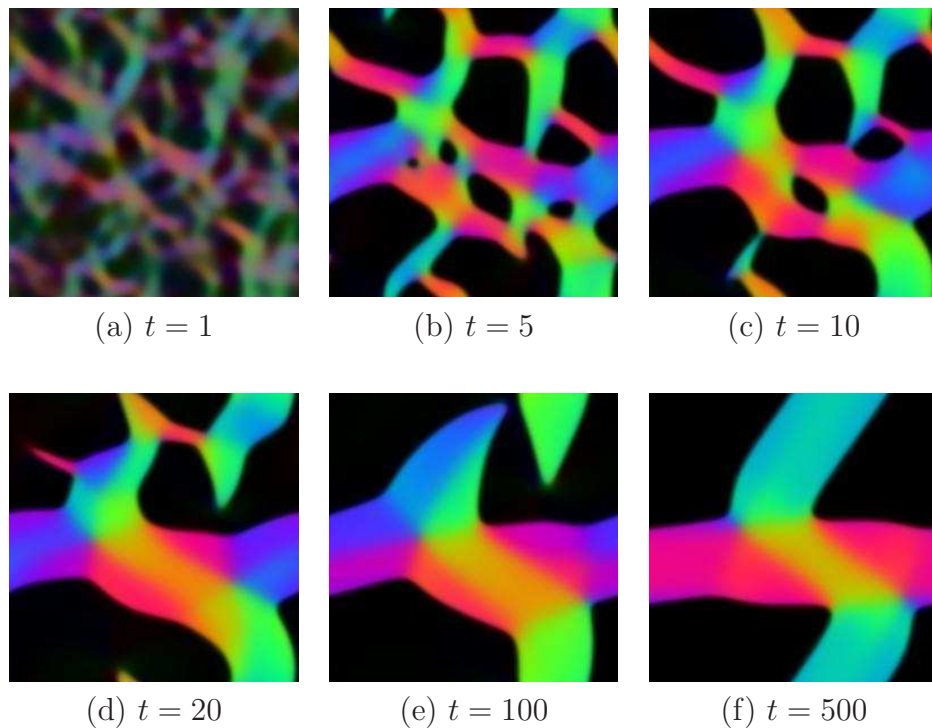


FIGURE 2.15 – Relaxation des tissus internes sous une compression isotrope $\boldsymbol{\eta} = -0,25 \times \mathbf{1}$. On a utilisé ici le potentiel représenté sur la figure 2.14. Les couleurs représentent la déformation $\boldsymbol{\epsilon}_r$ (les composantes rouge, verte et bleue correspondent aux compressions suivant trois directions formant des angles de 120°).

des tissus internes couplés avec l'épiderme, on constate que le « mûrissement » s'arrête à une échelle caractéristique, qui correspond à la longueur élastique, puis le système évolue progressivement vers un état d'équilibre (figure 2.17).

On peut obtenir des motifs très différents avec d'autres choix du potentiel. Ainsi, un potentiel qui présente un minimum pour la déformation isotrope $\boldsymbol{\epsilon}_r = \frac{1}{2} \mathbf{1}$ (figure 2.18) conduit à des îlots de déformation isotrope (figure 2.19). Ceci suggère qu'un modèle mécanique permettrait de rendre compte du tissu vasculaire discontinu observé chez certains mutants (figure 2.20), difficilement explicable dans le cadre du modèle de canalisation de l'auxine.

15. Il est alors nécessaire de perturber aléatoirement l'état initial pour qu'une instabilité se produise.

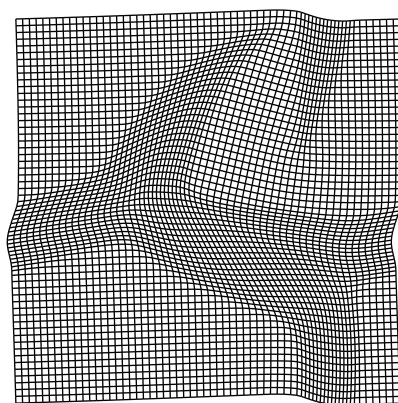


FIGURE 2.16 – Déformations du système dans l'état représenté sur la figure 2.15e. L'amplitude des déplacements est arbitraire. La déformation des domaines indifférenciés correspond essentiellement à un mouvement solide, la compression se concentre dans les domaines différenciés.

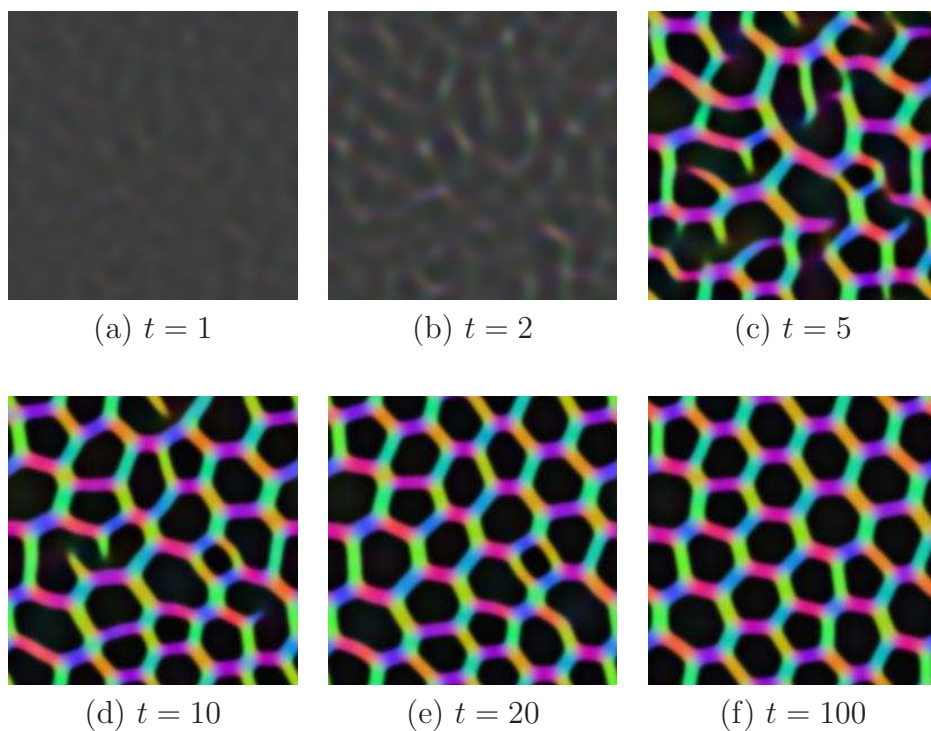


FIGURE 2.17 – Relaxation des tissus internes couplés à l'épiderme. Le potentiel est celui de la figure 2.13. Le motif obtenu présente une échelle caractéristique qui correspond à la longueur élastique.

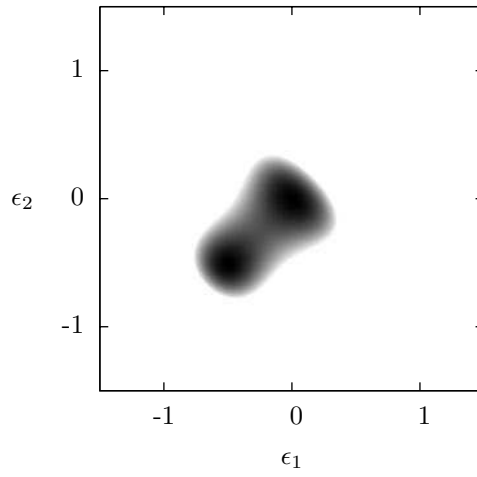


FIGURE 2.18 – Un potentiel qui présente un minimum pour une déformation isotrope

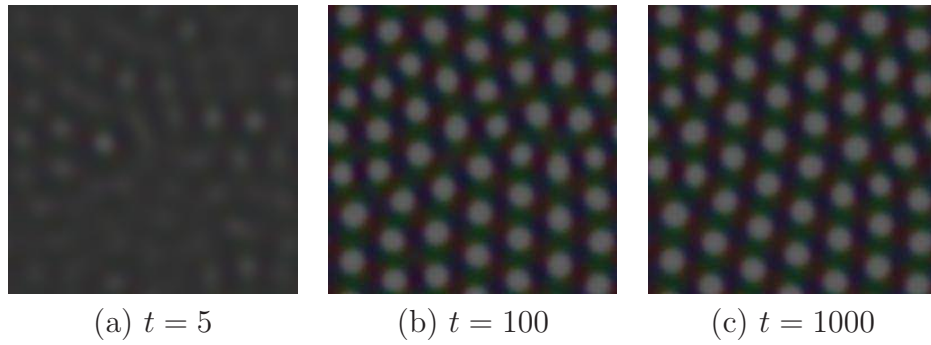


FIGURE 2.19 – Ilots de déformation obtenus avec le potentiel de la figure 2.18. La structure évolue progressivement vers un ordre régulier.

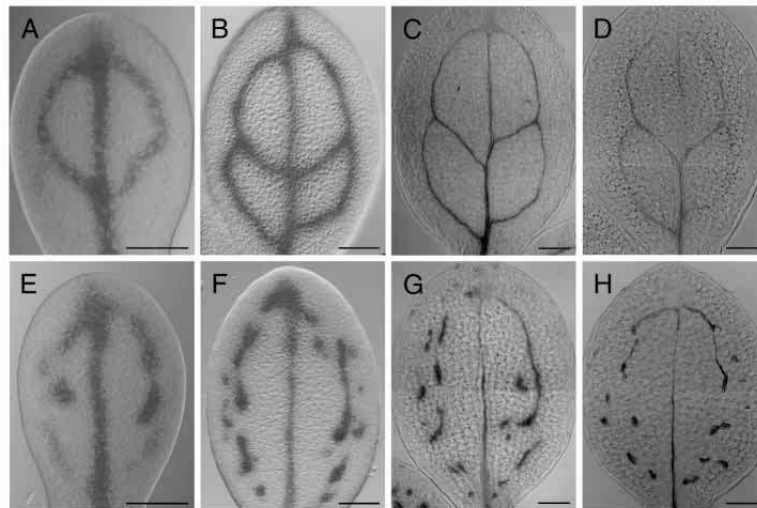


FIGURE 2.20 – (A-D) Type sauvage (E-H) Mutant présentant un tissu vasculaire discontinu [57]

2.6.2 Analyse géométrique

A l'examen des motifs obtenus (par exemple la figure 2.17), il semble qu'ils pourraient obéir au « modèle de force » décrivant les réseaux de nervures (paragraphe 1.2.5). Afin de vérifier cette hypothèse, on analyse leur géométrie en construisant leur squelette (figure 2.21 et annexes A.2 et A.3). La figure 2.22, qui représente les corrélations entre les largeurs des domaines différenciés et les angles qu'ils forment à leurs jonctions, suggère que le modèle de force est effectivement satisfait.

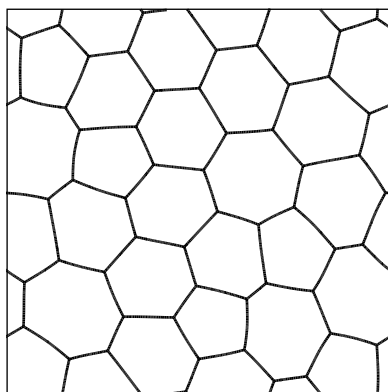


FIGURE 2.21 – Squelette des domaines différenciés de la figure 2.17f

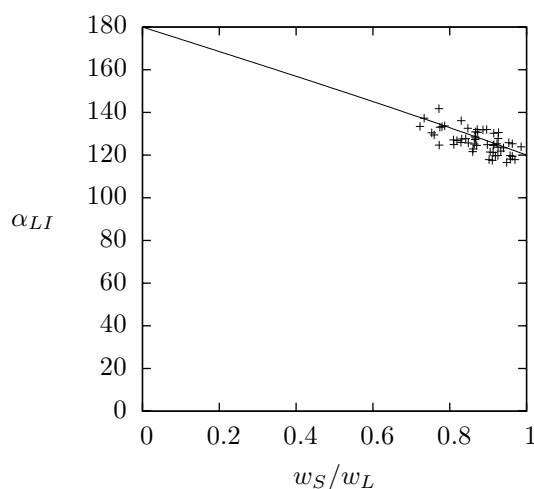


FIGURE 2.22 – Géométrie des jonctions de la figure 2.17f. La courbe correspond au modèle de force. Pour la définition des paramètres, voir le paragraphe 3.4.

On peut proposer de ce résultat l'interprétation suivante. Lorsque les minima du potentiel f correspondent à une déformation nulle ou uniaxiale, on peut construire de façon approchée un état d'équilibre sous la forme d'un réseau de bandes de déformation uniaxiale. Par continuité des déplacements aux interfaces, la déformation dans chaque bande se fait dans une direction perpendiculaire à la direction de la bande. Si l'on suppose par ailleurs, conformément aux observations, que chaque domaine indifférencié se déplace

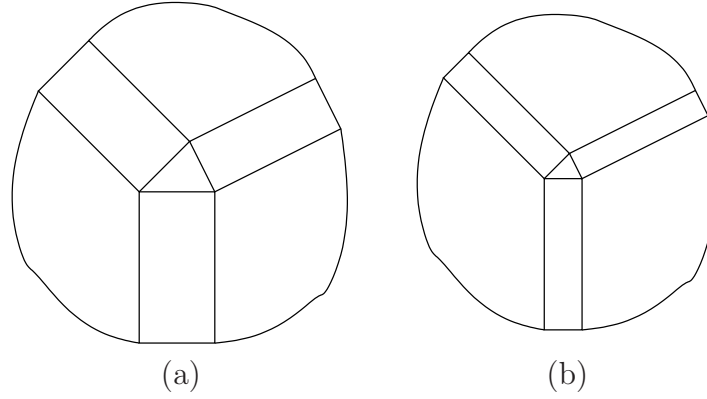


FIGURE 2.23 – Construction géométrique suggérant que le modèle présenté ici obéit au modèle de force. La figure de gauche représente un état indifférencié. Sur la figure de droite, les domaines rectangulaires se sont différenciés. Les déplacements relatifs des secteurs indifférenciés sont proportionnels aux côtés du triangle central. Le fait que la somme des trois vecteurs correspondants soit nulle implique que le modèle de force est satisfait.

par translation, on conclut que chaque bande est perpendiculaire au déplacement relatif des deux domaines qu'elle sépare. La compression dans les bandes différenciées étant fixée, ce déplacement est proportionnel à la largeur de la bande. Si l'on considère une jonction entre trois bandes, le fait que la somme de leurs déplacements relatifs deux à deux soit nulle implique que le modèle de force est satisfait.

Un argument de dénombrement des degrés de liberté et des conditions qu'ils doivent satisfaire suggère que si l'on fixe la position des jonctions, il n'est pas possible en général de donner aux domaines différenciés des largeurs telles que le modèle de force soit partout satisfait. Il en résulte que le réseau doit se déformer pour le satisfaire. Le même argument montre que si l'on fixe juste la topologie du réseau, laissant libres les positions des jonctions, il existe une infinité de solutions. On peut supposer que c'est alors l'énergie interfaciale qui détermine l'état d'énergie minimale. On s'attendrait alors à ce que la géométrie du réseau soit celle d'une mousse bidimensionnelle, c'est-à-dire que les angles soient tous voisins de 120° . D'après le modèle de force, les largeurs des domaines différenciés devraient alors être égales. La figure 2.22 montre que les angles sont effectivement voisins de 120° et les largeurs peu dispersées. On observe également sur la figure 2.21 des courbures qui lui donnent un aspect analogue à une mousse (comparer avec la figure 5.4).

2.6.3 Evolution irréversible

La manière la plus simple de rendre irréversible l'évolution des tissus consisterait à appliquer à la trace du champ ϵ_r une règle analogue à celle utilisée dans le modèle unidimensionnel, c'est-à-dire de lui interdire de croître une fois qu'elle est passée sous un certain seuil (quand la compression est suffisamment importante). Toutefois, nous avons observé qu'avec une telle règle, l'orientation de ϵ_r est susceptible de varier au cours de la croissance. On a donc utilisé une règle différente, décrite à l'annexe A.1, qui assure que lorsque la compression suivant une direction donnée excède un certain seuil, elle ne peut

plus diminuer. Comme le montre la figure 2.24, une évolution irréversible dans un système en croissance conduit comme dans le cas unidimensionnel à des motifs hiérarchiques.

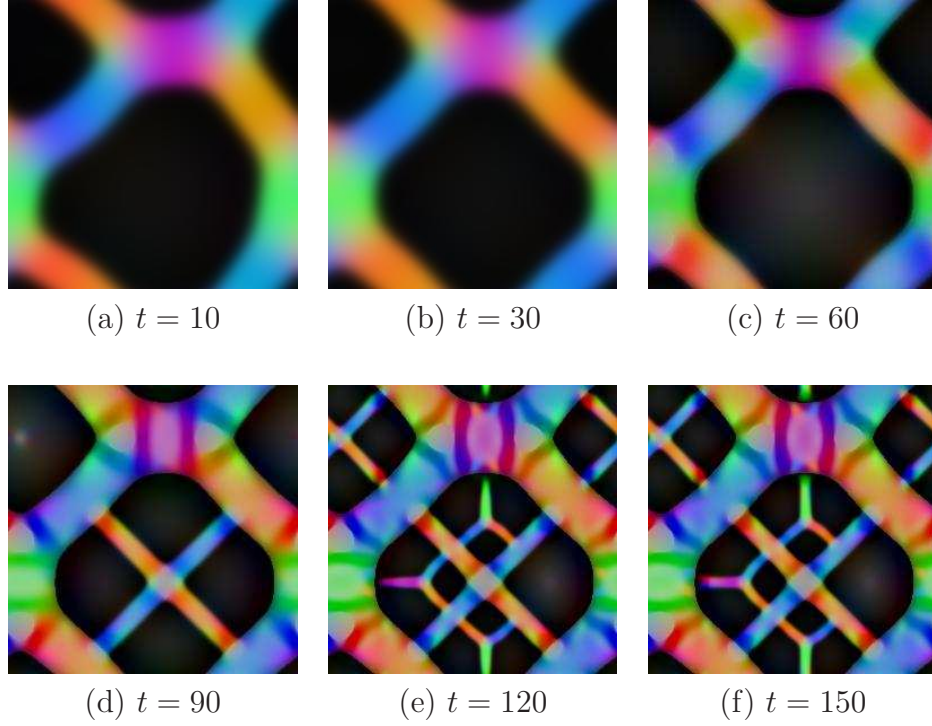


FIGURE 2.24 – Evolution irréversible dans un domaine en croissance, avec le potentiel de la figure 2.13

A l'origine, on souhaitait comme dans les expériences de Couder *et al.* [22] étudier les motifs obtenus dans des domaines de formes différentes, avec différentes conditions aux bords. Nous avons toutefois été limités par les méthodes numériques simples (différences finies) que nous avons utilisées pour déterminer l'état d'équilibre mécanique dans un domaine de forme quelconque, quand il n'est plus possible d'utiliser la transformée de Fourier. Une étude plus poussée nécessiterait l'emploi d'une méthode spécialisée, par exemple une méthode multi-grille. Dans les quelques essais que nous avons réalisés, la largeur des structures est peu supérieure au pas d'analyse, et ces résultats ne constituent qu'une indication du comportement du système. Ils confirment toutefois l'idée que, comme dans le cas unidimensionnel, le champ de contraintes inhomogène, qui dépend de la forme du domaine, gouverne l'emplacement des premières structures différenciées. On observe des motifs variables suivant le potentiel f considéré (figures 2.25 et 2.26).

Un problème plus sérieux que les limitations numériques que nous venons d'évoquer est que de fortes contraintes de tension se développent dans les domaines différenciés au cours de la croissance. En effet, la taille de chaque domaine devient progressivement plus grande que sa taille d'équilibre, pour laquelle la contrainte à l'interface est égale à la contrainte d'équilibre, et le déplacement dans le domaine devient plus important que la compression imposée à son voisinage par l'épiderme. Ces contraintes de tension étaient déjà visibles dans le modèle unidimensionnel (voir la figure 2.27), mais ne perturbaient pas outre mesure l'évolution car des contraintes de compression demeuraient entre les

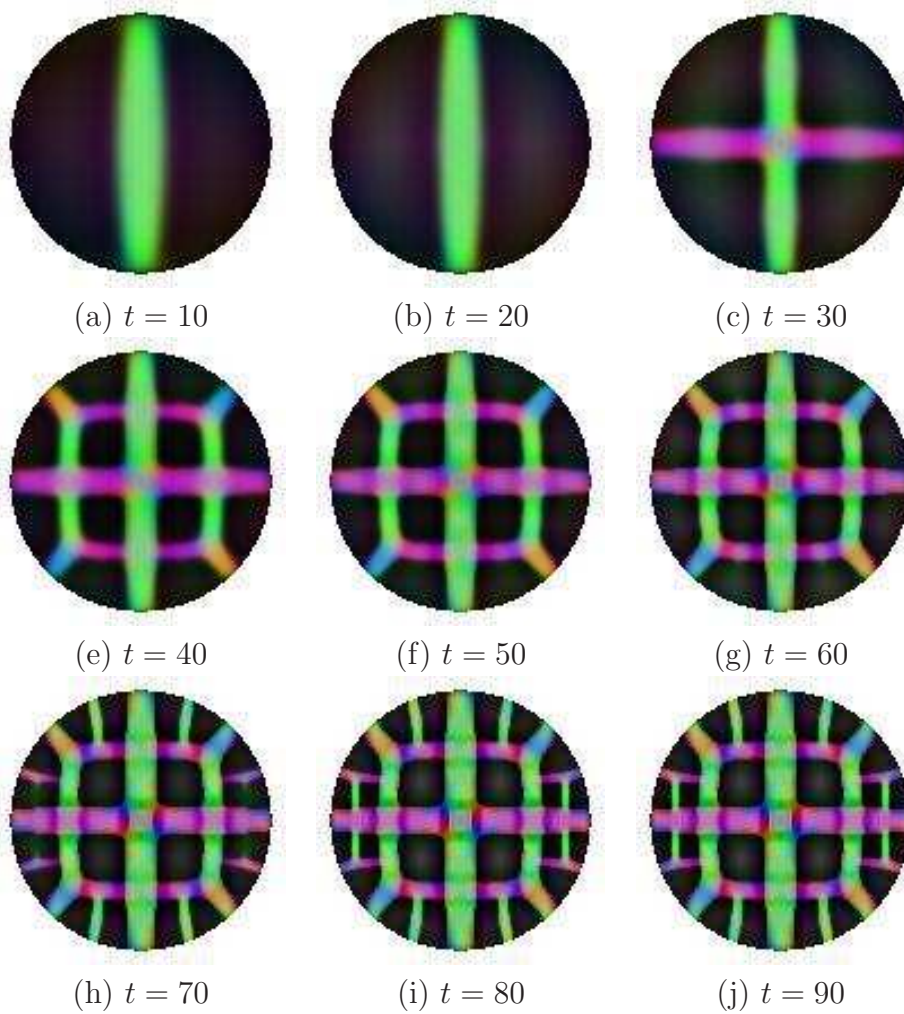


FIGURE 2.25 – Motifs obtenu dans un disque en croissance, avec le potentiel de la figure 2.13.

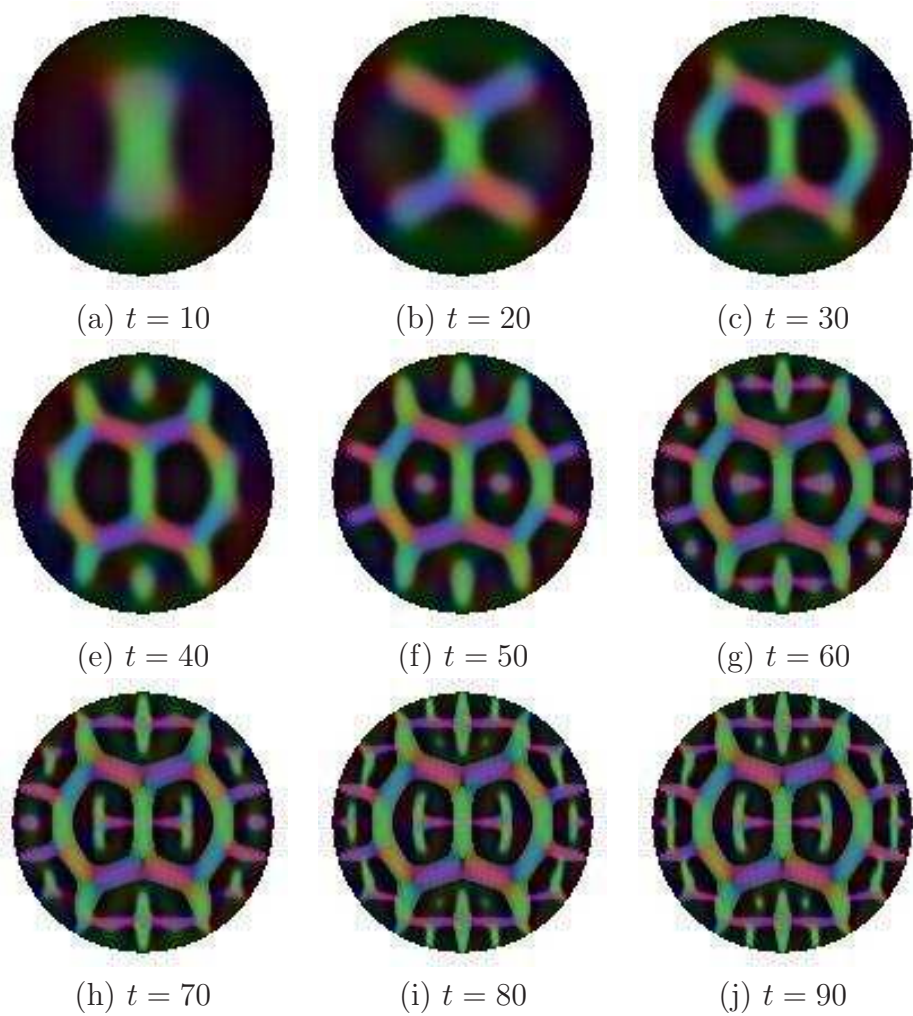


FIGURE 2.26 – Motifs obtenu dans un disque en croissance, avec le potentiel de la figure 2.14.

domaines différenciés. A deux dimensions, en revanche, les contraintes de tension qui apparaissent au voisinage des domaines déjà formés empêchent les nouveaux domaines de se raccorder à eux pour former un motif réticulé. Il semble que le seul moyen d'éviter la formation de telles contraintes résiduelles serait de supposer que la croissance dépend des contraintes, ce qui permettrait à l'évolution du tissu vasculaire de maintenir des contraintes à peu près constantes dans son voisinage.

Signalons qu'un modèle très proche de celui que l'on vient de décrire a été proposé par Laguna *et al.* [62]. La différence essentielle tient à ce que le champ de phase considéré est un champ scalaire. La déformation associée à la différenciation est alors isotrope, et il faut pour observer des structures allongées supposer que le module de cisaillement des tissus différenciés est réduit¹⁶. Ce modèle est en conséquence plus simple, et comporte moins de paramètres ajustables, mais il n'est pas clair qu'il donne une juste description de l'état mécanique des tissus vasculaires. Par ailleurs, en reprenant une objection opposée par Sachs [97] à un modèle de réaction-diffusion proposé par Meinhardt pour décrire les réseaux vasculaires, on peut s'interroger sur les résultats qu'il prédirait à trois dimensions. D'après un modèle analogue utilisé par Orlikowski *et al.* [84] pour étudier l'évolution de microstructures, on s'attendrait à ce qu'il forme dans un espace tridimensionnel des structures bidimensionnelles. Avec un champ de phase tensoriel, il serait possible de choisir un potentiel conduisant à des vaisseaux unidimensionnels, dont les sections longitudinale et transversale s'apparenteraient respectivement aux réseaux obtenus à deux dimensions et aux îlots de la figure 2.19.

En conclusion, on a proposé une approche susceptible de rendre compte d'une analogie entre différenciation induite par des contraintes et instabilité mécanique. Un tel mécanisme de différenciation contraindrait fortement la géométrie des motifs obtenus. Ce dernier résultat repose toutefois sur la description « rigide » que l'on a donnée de la croissance, insensible à l'état de contraintes du tissu. On l'a vu, cette description de la croissance aboutit à d'importantes contraintes résiduelles, que la différenciation accroît plus qu'elle ne les relâche. Un modèle où l'on ajouterait une sensibilité de la croissance aux contraintes pour remédier à ce problème ne serait pas inenvisageable, mais ceci compliquerait encore un modèle qui comprend déjà de nombreux paramètres. Une sensibilité aux contraintes pourrait aussi avoir pour effet de limiter la formation des contraintes résiduelles dont on suppose qu'elles provoquent la différenciation. Nous donnerons une description plus précise de la croissance des tissus végétaux au chapitre suivant, et nous verrons que, par nature, elle est sensible aux contraintes mécaniques.

16. On peut supposer que dans le cas contraire, on obtiendrait des îlots analogues à ceux de la figure 2.19.

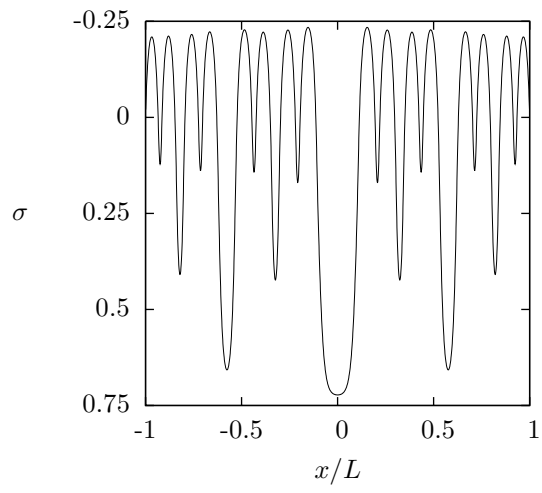


FIGURE 2.27 – Contraintes de tension dans le modèle unidimensionnel. Le système est ici dans l'état final de l'évolution représentée sur la figure 2.10.

Chapitre 3

Croissance et réorganisation des réseaux de nervures

Nous avons constaté au chapitre précédent les limites d'une description naïve de la croissance, envisagée comme une propriété « intrinsèque », locale du tissu, dont le rythme en un point est indépendant de son voisinage. Ceci nous a conduit à nous intéresser de plus près aux mécanismes qui régissent la croissance des plantes. Plus particulièrement, nous nous sommes proposé d'étudier la formation de la structure locale des réseaux de nervures, qui obéit à un « modèle de force » phénoménologique, évoqué au paragraphe 1.2.5. En effet, cette structure est le signe d'une réorganisation du réseau au cours du développement de la feuille. Les différents ordres de nervures se forment successivement, et si la croissance était uniforme, telle qu'elle est représentée sur le schéma de la figure 1.9, la trajectoire des nervures serait inchangée par le raccordement de nervures plus récentes, et l'on observerait comme dans les réseaux de fractures un angle de 180° dans la plupart des jonctions. Les angles que forment les nervures dans les jonctions présentent au contraire une distribution étalée, qui témoigne indirectement d'une déformation du réseau au cours du développement de la feuille, et donc d'une croissance inhomogène. Ceci concerne les données statistiques obtenues sur des feuilles matures par Bohn *et al.* [15], mais aussi, plus qualitativement, la géométrie des nervures dans les feuilles en croissance, et ce dès le début de leur développement, comme on peut le constater dans différentes études de la différenciation des nervures [101, 125]. La mise au point récente de techniques de visualisation non destructives permettant de suivre la formation des nervures à différents stades du développement d'une même feuille donne une confirmation directe de leur réorganisation (figure 3.1)¹.

Dans ce chapitre, nous donnerons un aperçu des mécanismes de la croissance des plantes, avant de présenter un modèle de prolifération cellulaire que nous avons développé pour étudier la croissance des réseaux de nervures. Nos résultats suggèrent que la structure de ces réseaux est régie par des forces de tension qui se développent dans les nervures au cours de la croissance. D'une manière plus générale, le mécanisme proposé donne un exemple d'un rôle possible des forces mécaniques dans l'organisation des tissus vivants, qui s'apparente à celui des tensions tissulaires observées dans l'épiderme des plantes. Des

1. Soulignons que la réorganisation est ici à entendre comme une déformation du réseau, qui n'affecte pas sa topologie, à la différence de ce que l'on observe dans le développement du système vasculaire animal.

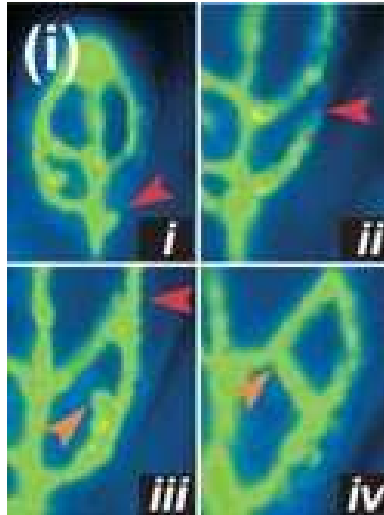


FIGURE 3.1 – La déformation des nervures est directement visible sur ces images [100]. On peut observer sur la figure *iii* une nervure en cours de différenciation, indiquée par la flèche située dans le quart inférieur gauche. Sur la figure *iv*, cette nervure s’est raccordée à une nervure existante. Celle-ci, qui apparaissait à peu près droite sur la figure *iii*, forme à présent un coude.

idées analogues ont également été avancées dans le contexte du développement animal (voir par exemple [79]).

3.1 La croissance des plantes

On a déjà donné une présentation générale de l’architecture et du développement des plantes au chapitre 1, en soulignant les contraintes que leur impose la structure des cellules végétales, entourées de parois rigides formant un réseau continu qui interdit tout mouvement cellulaire (figure 3.2). Les parois cellulaires, qui contribuent de manière prédominante au comportement mécanique des tissus végétaux, jouent également un rôle central dans la croissance. Avant de décrire la croissance des cellules végétales, il convient d’évoquer le transport de l’eau dans les plantes. En effet, les plantes sont composées en grande partie d’eau, et la croissance des plantes est indissociable de l’absorption d’eau. L’étude du mouvement de l’eau dans les plantes est donc un préalable à l’étude de leur croissance².

3.1.1 Le mouvement de l’eau dans les plantes

La circulation de l’eau dans les plantes prend deux formes, un écoulement mû par des différences de pression dans les tissus vasculaires, et, dans le reste de la plante, une diffusion entre les cellules, qui résulte de gradients du potentiel chimique de l’eau. Dans l’étude du transport de l’eau dans les plantes, on considère les variations du potentiel hydrique, défini comme le potentiel chimique de l’eau rapporté à son volume molaire, et

2. ainsi que de leurs mouvements [35, 109].

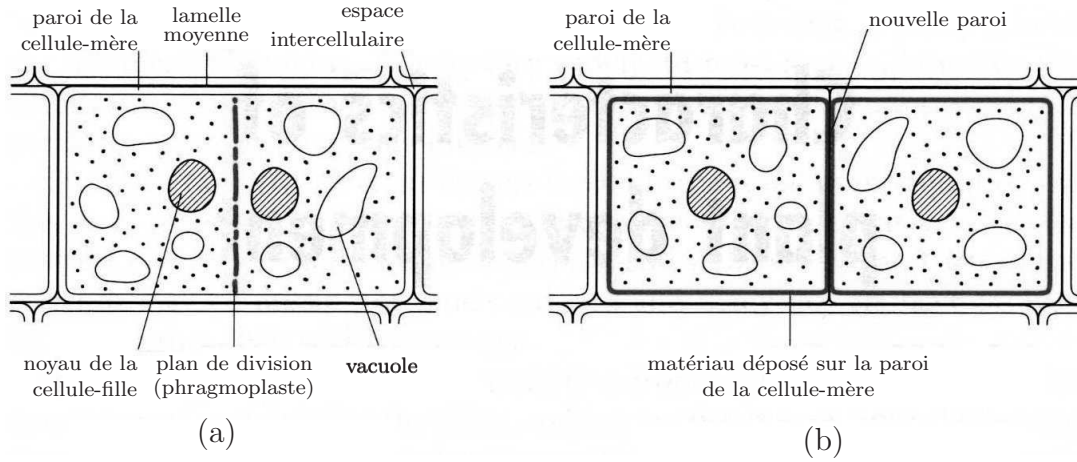


FIGURE 3.2 – Croissance et division des cellules végétales [67] (a) Stade tardif de la division cellulaire (b) Cellules-filles après croissance

qui a les dimensions d'une pression. Le potentiel hydrique, noté Ψ_w , peut être décomposé en

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_g. \quad (3.1)$$

Ψ_s désigne le potentiel osmotique, relié à la concentration molaire c en solutés par

$$\Psi_s = -RTc. \quad (3.2)$$

Ψ_p , parfois appelé potentiel de pression, est la pression hydrostatique. La contribution

$$\Psi_g = \rho gh \quad (3.3)$$

de la gravité n'est importante que pour les plantes de grande taille (l'ordre de grandeur des pressions de turgescence est de plusieurs atmosphères, ce qui correspond à la pression exercée par une colonne d'eau de plusieurs dizaines de mètres). Une autre notation pour l'équation 3.1, que nous utiliserons dans ce qui suit, est

$$\Psi = P - \pi. \quad (3.4)$$

Le potentiel hydrique est ici exprimé comme la différence entre la pression de turgescence P et la pression osmotique $\pi = RTc$.

Si une partie de l'eau absorbée par la plante alimente sa croissance, l'essentiel en est perdu par la transpiration, qui se produit principalement dans les feuilles. L'eau absorbée par les racines circule dans le xylème des tiges et des feuilles, diffuse à travers le mésophylle jusqu'aux espaces intercellulaires où elle s'évapore, puis jusqu'aux stomates pour quitter la feuille ; avant de rejoindre l'air ambiant, elle traverse une couche limite dont l'épaisseur dépend des mouvements de l'air à la surface de la feuille. On peut décrire ce cheminement comme une succession de résistances, qui déterminent le flux d'eau parcourant la plante [98]. Comme l'a démontré Hales [45], ce flux est bien supérieur à ce qui serait nécessaire pour alimenter la seule croissance. De ce fait, la transpiration est souvent présentée comme le pendant inévitable de l'assimilation du gaz carbonique destiné à la photosynthèse, et la structure des feuilles comme un compromis entre ces deux processus.

3.1.2 Croissance des cellules végétales

Les cellules végétales sont constituées d'un protoplasme, dans lequel l'eau occupe une part importante, entouré par une paroi rigide. La croissance d'une cellule végétale s'accompagne donc simultanément d'une absorption d'eau et d'une extension de ses parois. Un modèle simple de ces deux processus a été proposé par Lockhart [70] et repris par Ray *et al.* [91]. Le taux d'allongement de la cellule est d'une part lié au flux d'eau entrant dans la cellule. Si V désigne le volume de la cellule,

$$\frac{\dot{V}}{V} = L\Delta\Psi, \quad (3.5)$$

où L mesure la perméabilité de la paroi³. D'autre part, l'allongement des parois est supposé obéir à une loi viscoélastique à seuil

$$\frac{\dot{V}}{V} = m(P - Y) \quad (3.6)$$

où m est l'extensibilité de la paroi, et Y le seuil d'allongement irréversible (la tension dans la paroi et sa déformation élastique sont supposées constantes, et ne contribuent pas à son taux d'allongement). En regroupant ces deux expressions, on obtient l'équation

$$\frac{\dot{V}}{V} = \frac{mL}{m + L}(\pi - Y), \quad (3.7)$$

qui relie le taux de croissance à la pression osmotique. Une approximation usuelle suppose la perméabilité L grande devant l'extensibilité m . C'est alors cette dernière qui est le facteur limitant de la croissance, et

$$\frac{\dot{V}}{V} = m(\pi - Y). \quad (3.8)$$

Ceci revient à supposer uniforme le potentiel hydrique, ce qui peut se justifier pour une cellule isolée ou un échantillon de petite taille. A l'échelle d'une plante entière en revanche, il n'est généralement pas légitime de négliger les gradients de potentiel qui accompagnent la diffusion⁴.

De nombreuses études expérimentales ont été consacrées à la croissance des cellules végétales. Si l'interprétation de ces expériences est parfois controversée, et compliquée par la superposition de la déformation élastique et de la déformation irréversible des parois [89], elles confirment d'une manière générale, au moins de façon qualitative, les conclusions du modèle de Lockhart.

3.1.3 Division des cellules végétales

Aux côtés de la croissance, un déterminant essentiel de la structure des tissus végétaux est la division cellulaire. A la différence des cellules animales qui se divisent par étranglement,

3. L dépend aussi des dimensions de la cellule et n'a pas la dimension d'une perméabilité. On a repris ici la présentation usuelle de ces équations [114, 103]. Lockhart [70] en donne une formulation plus explicite.

4. Pour une discussion détaillée de l'hydraulique de la croissance, voir Boyer et Silk [18].

les cellules végétales se divisent par la formation d'une nouvelle paroi qui partage en deux la cellule-mère (figure 3.2). Il a été observé depuis longtemps que cet emplacement dépend de la forme de la cellule, et différentes règles empiriques permettant de le prédire ont été proposées [117, 110]. Suivant la règle proposée par Hofmeister, le plan de division est perpendiculaire à l'axe de la cellule-mère. Celui-ci, qui est entendu comme l'axe principal de croissance, coïncide ordinairement avec la direction de la longueur de la cellule. Selon Sachs, la nouvelle paroi est perpendiculaire aux parois de la cellule-mère. Enfin, Errera a suggéré que la nouvelle paroi se comportait comme un film de savon, tendant à minimiser sa surface tout en divisant la cellule en deux moitiés égales (hypothèse qui admet la règle de Sachs comme conséquence). Ces différentes règles connaissent comme il se doit des exceptions, telles que les divisions qui donnent naissance aux cellules de garde qui bordent les stomates, ou les divisions longitudinales des cellules vasculaires.

On peut voir dans certains des mécanismes de la division cellulaire une justification de la règle d'Errera. En effet, lors de la prophase, le noyau se déplace vers le centre de la cellule. Des travées cytoplasmiques, qui contiennent des microtubules et des filaments d'actine, et dont les expériences montrent qu'elles sont sous tension, maintiennent la continuité du cytoplasme entre le noyau et les parois. Un autre déterminant du plan de division est l'anneau préprophasique, formé par la migration des microtubules corticaux vers le plan équatorial de la cellule, associés à des filaments d'actine. Une autre structure composée de microtubules et de filaments d'actine, le phragmoplaste, intervient dans la construction de la nouvelle paroi, qui procède du centre vers les parois de la cellule-mère.

3.1.4 Régulation de la croissance

Les cellules végétales rendues solidaires par leurs parois ne peuvent migrer comme les cellules animales, si bien que la forme des plantes est exclusivement déterminée par les variations spatiales de leur croissance. Cette dernière résulte de l'allongement irréversible des parois cellulaires sous l'effet de la tension induite par la turgescence, de sorte que les variations de la pression de turgescence et celles des propriétés des parois sont susceptibles de l'influencer. Les expériences suggèrent que la réponse des parois est déterminante dans la régulation de la croissance. Remarquons que la pression de turgescence, qui est le moteur de la croissance, est isotrope et ne peut par elle-même induire une croissance directionnelle.

Différents mécanismes participant au contrôle de la croissance ont été identifiés. Comme dans de nombreux aspects du développement végétal, l'auxine joue ici un rôle essentiel, et favorise la croissance, en accroissant de façon indirecte l'extensibilité des parois. Une famille de protéines, les expansines, agit de façon plus directe sur l'extension des parois [21]. Aux côtés de ces facteurs biochimiques, la croissance dépend de l'orientation des fibrilles de cellulose dans les parois, elle même liée à l'orientation des microtubules corticaux. Par l'établissement d'une orientation dominante des fibrilles, les parois acquièrent des propriétés mécaniques anisotropes qui entraînent une croissance directionnelle [9].

3.1.5 Modèles du développement végétal

Les premiers modèles du développement végétal visaient à donner une représentation de l'architecture végétale⁵. Les modèles cellulaires sont d'introduction plus récente, et portent parfois la trace de ces modèles architecturaux. Suivant le phénomène étudié, ces modèles sont de différentes natures. Dans la description de processus biochimiques, tels que le transport d'auxine dans les modèles de la phyllotaxie ou de la différenciation vasculaire, un ensemble de cellules fixées est souvent considéré [24], ou la croissance des cellules est traitée de façon simplifiée [51, 111]. Un modèle de la croissance qui incorpore l'extension des cellules par la turgescence est décrit par Prusinkiewicz et Lindenmayer [90]. Les cellules n'admettent toutefois qu'une déformation élastique dans ce modèle, et c'est la prolifération cellulaire qui constitue le moteur de la croissance.

Dans le modèle que nous avons développé, nous avons voulu décrire le mécanisme de la croissance tel que nous l'avons présenté dans les paragraphes précédents, en intégrant déformation élastique et extension irréversible par la turgescence. En cela, notre approche s'apparente à celle de Dupuy *et al.* [30].

3.2 Modèle

Le tissu végétal est représenté comme un ensemble de cellules polygonales (figure 3.3) dont les côtés représentent les parois cellulaires. L'évolution du tissu repose sur le mécanisme physique de la croissance présenté au paragraphe précédent, c'est-à-dire l'allongement irréversible des parois, décrites comme des tiges viscoélastiques, sous l'effet de la tension induite par la turgescence. Pour l'étude de la réorganisation des réseaux de nervures, on distinguera deux types de cellules, indifférenciées et vasculaires. L'hypothèse centrale de notre modèle est que la croissance inhomogène résulte d'une différence de comportement mécanique entre ces tissus.

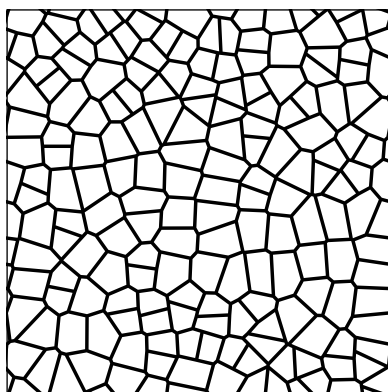


FIGURE 3.3 – Un tissu bidimensionnel composé de cellules polygonales

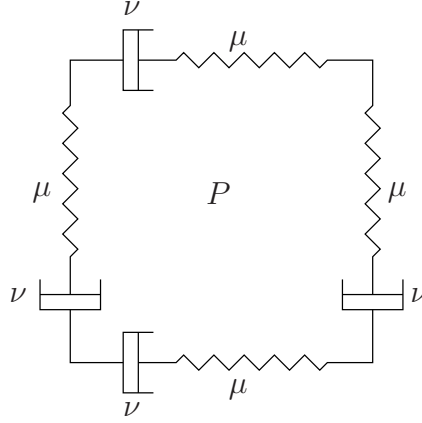


FIGURE 3.4 – Représentation schématique d'une cellule

3.2.1 Modélisation des cellules

Par souci de simplicité, et afin de limiter au minimum le nombre de paramètres, on a choisi de décrire les parois, plutôt que par une loi viscoélastique à seuil, par une loi linéaire, le modèle de Maxwell, que l'on peut schématiser par un ressort et un amortisseur en série (figure 3.4). La tension T_i dans la paroi i satisfait

$$T_i = \mu h \left(\frac{l_i}{l_i^0} - 1 \right) = \frac{\nu_i h}{l_i^0} \frac{dl_i^0}{dt}, \quad (3.9)$$

où l_i^0 est la longueur au repos de la paroi, l_i sa longueur actuelle et h son épaisseur. La première égalité de l'équation 3.9 correspond à la réponse élastique de la paroi, caractérisée par son module élastique μ , la seconde à sa déformation irréversible, caractérisée par une viscosité ν_i . Dans ce modèle linéaire, la déformation élastique et le taux d'allongement irréversible sont proportionnels :

$$\mu \left(\frac{l_i}{l_i^0} - 1 \right) = \frac{\nu_i}{l_i^0} \frac{dl_i^0}{dt}. \quad (3.10)$$

Dans ce qui suit, on supposera que l'apport de matériau sur les parois au cours de la croissance compense leur étirement, de telle sorte que leur épaisseur h est constante et uniforme. On suppose également la pression de turgescence P uniforme, ainsi que le module élastique μ , et une croissance inhomogène sera associée à des variations des viscosités ν_i . Nous reviendrons ultérieurement sur ces hypothèses, pour montrer que nos conclusions n'en dépendent pas de façon essentielle.

La croissance est beaucoup plus lente que la relaxation élastique, et le système est à

5. Pour une histoire de la modélisation des plantes, voir Varenne [120].

chaque instant dans un état d'équilibre mécanique⁶, qui minimise l'énergie

$$E = \sum_{i \in \text{parois}} \frac{\mu h}{2} \left(\frac{l_i}{l_i^0} - 1 \right)^2 - \sum_{j \in \text{cellules}} PS_j, \quad (3.11)$$

où S_j est la surface de la cellule j . Pour l'étude numérique du modèle, on minimise à chaque pas de temps l'énergie 3.11 en utilisant un algorithme de gradient conjugué [88, 3], puis on met à jour les longueurs au repos suivant l'équation 3.10.

3.2.2 Division des cellules

On suppose que les cellules se divisent quand leur surface dépasse un certain seuil. Il semble que la taille des cellules lorsqu'elles se divisent soit en réalité variable dans les plantes [66], mais faute d'un critère plus précis, on utilise cette hypothèse usuelle dans la modélisation de la croissance des cellules végétales [30, 51, 111]. La division se fait par l'ajout d'une nouvelle paroi initialement libre de toute tension. Pour déterminer son emplacement, nous avons utilisé deux règles de division différentes. La première s'apparente à la règle de Hofmeister. Le plan de division passe par le centre géométrique C de la cellule, qui satisfait

$$\int \overrightarrow{CM} dS = 0, \quad (3.12)$$

où l'intégrale porte sur la surface de la cellule. Son orientation est déterminée d'après le tenseur d'inertie de la cellule, dont les composantes sont données par [64]

$$I_{ik} = \int (x_i^2 \delta_{ik} - x_i x_k) dS. \quad (3.13)$$

Comme l'illustre la figure 3.5a, le tenseur d'inertie donne une mesure de l'allongement de la cellule dans les différentes directions. On définit l'axe de la cellule, auquel le plan de division est perpendiculaire, comme la direction principale du tenseur d'inertie correspondant au moment le plus faible⁷.

La seconde règle de division est plus proche de la règle d'Errera, puisqu'on choisit la position qui maximise la fonction

$$\frac{S_1 S_2}{l}, \quad (3.14)$$

où S_1 et S_2 sont les surfaces des deux cellules-filles et l la longueur de la nouvelle paroi (figure 3.5b)⁸. Cette fonction, qui exprime un compromis entre une tendance à minimiser la longueur de la paroi et à partager la cellule en des aires égales, est peut-être plus réaliste qu'une contrainte d'aires rigoureusement égales. Pour poursuivre l'analogie avec les films

6. A proprement parler, il s'agit plutôt d'une relaxation et d'un équilibre poroélastiques. En effet, en supposant uniforme la pression de turgescence, on admet implicitement que la diffusion de l'eau n'est pas un facteur limitant de la croissance. Les temps poroélastiques typiques dans les plantes, de l'ordre de quelques secondes ou minutes [109], demeurent effectivement petits devant les temps caractéristiques de la croissance, qui se mesurent en heures.

7. Pour la mise en oeuvre numérique des règles de division, on transforme les intégrales de surface ci-dessus en intégrales de contour. Ces intégrales s'évaluent sans difficulté pour un contour polygonal.

8. Notons toutefois que les parois sont ici droites, tandis qu'une paroi satisfaisant la règle d'Errera, perpendiculaire aux parois de la cellule-mère à ses deux extrémités, est en général courbe.

de savon, on pourrait considérer une « énergie » de la forme $\gamma l + f(S_1) + f(S_2)$. Mais s'il paraît naturel de décrire comme une tension superficielle γ le comportement des structures qui préfigurent la nouvelle paroi, l'origine des « pressions » qui correspondraient aux dérivées de f (ou au multiplicateur de Lagrange dans une minimisation sous contrainte) est moins claire. La fonction 3.14, purement géométrique, n'introduit aucune longueur caractéristique.

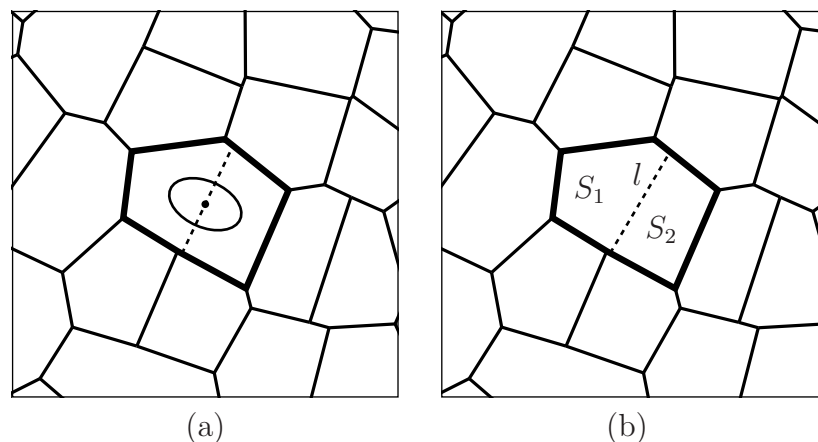


FIGURE 3.5 – Règles de division cellulaire (a) La nouvelle paroi (en pointillés) passe par le centre de la cellule, perpendiculairement à son axe, défini comme l'axe principal de son tenseur d'inertie (figuré par l'ellipse) correspondant au plus petit moment d'inertie (b) La nouvelle paroi maximise la fonction définie par l'équation 3.14, qui favorise une paroi courte délimitant deux cellules-filles d'aires à peu près égales. Les résultats obtenus avec les deux règles sont proches.

Ces deux règles sont qualitativement équivalentes ; dans une cellule de forme régulière, une paroi perpendiculaire à l'axe de la cellule est généralement proche d'être aussi la plus courte, et une paroi qui divise la cellule en deux moitiés à peu près égales passe près de son centre. Nous verrons toutefois que les différences qui subsistent ne sont pas sans effet sur la structure du tissu.

3.2.3 Croissance d'un tissu uniforme

Les règles de croissance et de division que nous avons présentées jusqu'ici permettent de décrire la croissance d'un tissu uniforme. La figure 3.6 présente les premières étapes d'une simulation. L'état initial (a) comprend six cellules (ceci permet que toutes les jonctions entre parois soient trivalentes, ce qui ne serait pas le cas avec une cellule unique). Les valeurs numériques des paramètres sont les suivantes. On fixe arbitrairement $\mu = 1$ et la surface maximale des cellules à 1, de sorte que les dimensions typiques des cellules sont également de l'ordre de l'unité. Avec ce choix, la déformation élastique est du même ordre de grandeur que la pression de turgescence, et l'on pose $P = 0,02$, ce qui résulte en une déformation de l'ordre de quelques pour cent (une valeur typique dans les plantes). Enfin, on pose $\nu = 1/P$, ce qui conduit d'après l'équation 3.10 à un taux de croissance de l'ordre de un.

La croissance, inhomogène à l'échelle cellulaire du fait du caractère désordonné du réseau de parois, est relativement homogène à plus grande échelle, comme l'atteste la forme circulaire du tissu. On peut s'attendre à ce que le taux de croissance, s'il fluctue, soit constant en moyenne, ce que confirme l'évolution à peu près exponentielle de la surface totale (figure 3.7). On vérifie que le taux de croissance linéaire est voisin de un.

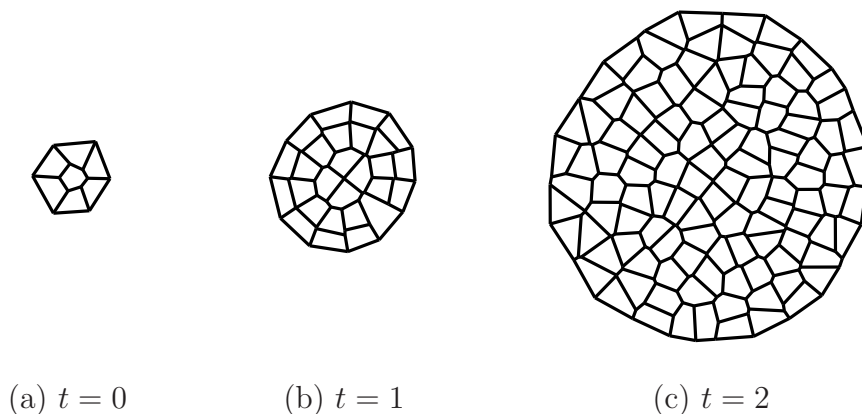


FIGURE 3.6 – Croissance d'un tissu uniforme

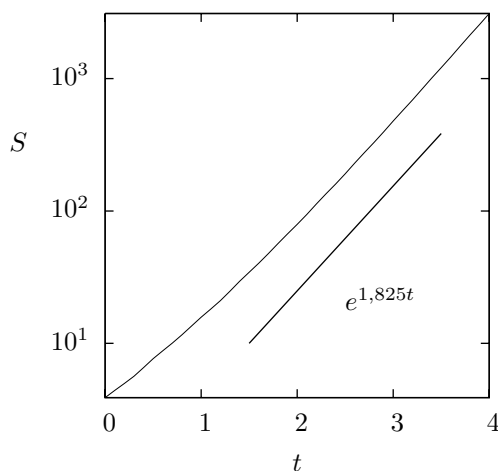


FIGURE 3.7 – Evolution de la surface du tissu. On peut supposer que l'écart initial à une croissance exponentielle est lié à la taille finie du système.

La figure 3.6 présente la croissance d'un tissu avec des bords libres. Pour étudier la structure locale du tissu (ou du réseau vasculaire), on a le plus souvent utilisé des conditions aux bords périodiques (figure 3.8). On remplace alors la différence de pression fixée entre le tissu et l'extérieur par un taux de croissance constant, égal à un. Au vu des résultats obtenus avec des bords libres, on peut estimer que la différence est insensible pour un système suffisamment grand. La contribution de l'énergie potentielle de pression, indépendante de la configuration du système, peut être omise dans la minimisation de l'énergie 3.11. L'état initial comprend ici quatre cellules (figure 3.8a).

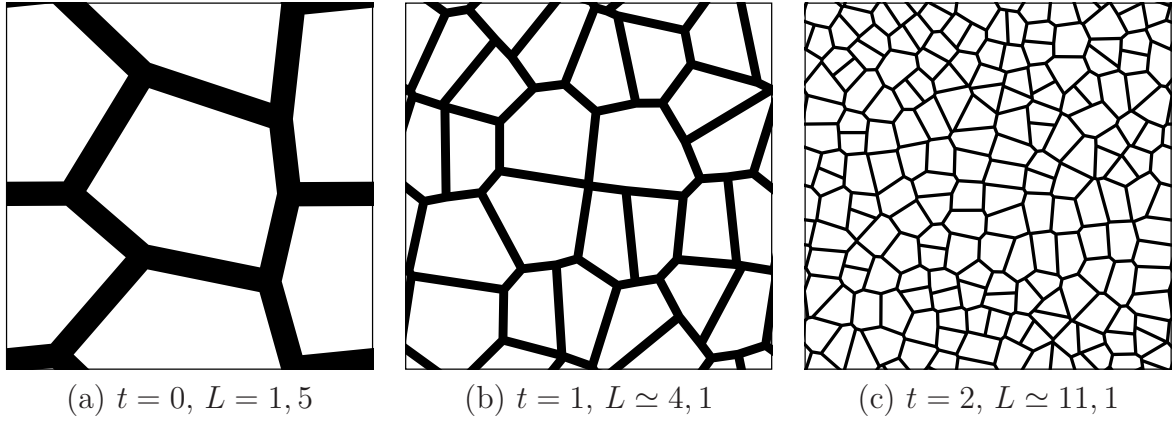


FIGURE 3.8 – Croissance avec des conditions aux bords périodiques. La taille L du système croît exponentiellement.

Si l'on laisse se poursuivre la simulation, on observe dans certaines cellules des divisions successives suivant des plans plus ou moins perpendiculaires, qui aboutissent par endroits à un tissu à l'aspect ordonné, composé de cellules à peu près rectangulaires (figure 3.9). Quel que soit le critère de division utilisé, il est clair que son application répétée à une cellule rectangulaire produit un cycle de divisions alternées dans une direction puis dans l'autre, comme le montre la figure 3.10a. De telles divisions dans des directions successives perpendiculaires sont d'ailleurs visibles dans les tissus végétaux, et il n'est pas rare que les plans de divisions de deux cellules-filles issues de la même cellule-mère soient à peu près alignés. Un cycle de divisions bien reproductible, schématisé par la figure 3.10b, est observé dans l'apex de certaines fougères. On observe par ailleurs une structure régulière dans les organes présentant une croissance anisotrope, comme les racines, où les cellules sont disposées en files longitudinales et se divisent principalement dans la direction transversale.

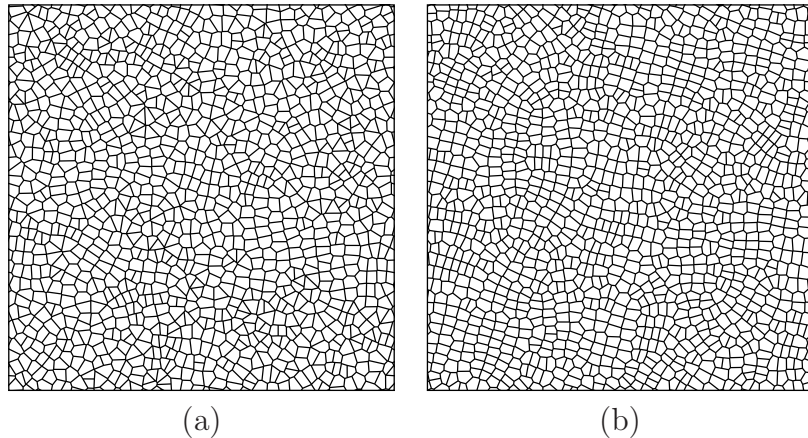


FIGURE 3.9 – Structures obtenues avec les deux règles de divisions illustrées par la figure 3.5. Avec la seconde (b), le tissu est presque entièrement composé de domaines ordonnés.

Cette régularité des divisions est donc plus qu'un artefact de nos simulations, et ce

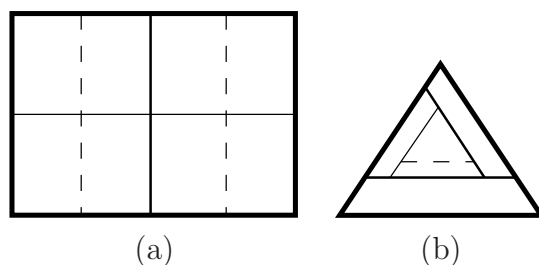


FIGURE 3.10 – Cycles de divisions stables (a) Division cyclique d’une cellule rectangulaire dans deux directions perpendiculaires (b) Chez certaines fougères, un cycle de divisions maintient la forme particulière de cellules apicales pyramidales (triangulaires dans une vue perpendiculaire à l’épiderme) [115]

n’est peut-être que du fait du caractère stochastique de l’évolution des tissus vivants qu’elle ne s’y manifeste que dans des cas particuliers. Toutefois, elle aboutit comme le montre la figure 3.9, surtout dans le cas de la seconde règle de division, à un aspect très ordonné qui n’est pas observé (du moins, à notre connaissance, chez les dicotylédones) dans les tissus internes des feuilles (voir par exemple la figure 1.9). On a donc préféré utiliser ici la première règle de division. A l’inverse, dans l’étude de la géométrie des cellules que nous rapportons au chapitre 5, nous avons utilisé la seconde, qui nous semble plus proche des mécanismes de la division des cellules végétales.

3.2.4 Tissus indifférenciés et vasculaires

Suivant l’idée d’un contrôle de la croissance par une réponse variable à une force relativement uniforme (la turgescence), la croissance inhomogène constatée dans les feuilles implique une réponse mécanique inhomogène. Une hypothèse naturelle est que les cellules indifférenciées et vasculaires présentent des propriétés mécaniques différentes. Cette hypothèse est confortée par leur apparence très différente : tandis que les cellules indifférenciées ont une forme relativement uniforme, peu allongée, l’un des premiers signes de la différenciation des cellules vasculaires est leur allongement, qui témoigne d’une croissance anisotrope (figure 1.10). Pour notre étude de la croissance des réseaux de nervures, on distingue dans le modèle deux catégories de cellules, indifférenciées et vasculaires. On suppose que les cellules indifférenciées présentent une viscosité uniforme et isotrope, tandis que celle des parois des cellules vasculaires est plus élevée et dépend de leur orientation (figure 3.12)⁹. Le caractère « vasculaire » ou « indifférencié » est hérité au cours des divisions cellulaires.

Afin de décrire le comportement des cellules vasculaires, il faut préciser une orientation locale des tissus vasculaires. Dans les plantes, les cellules vasculaires sont allongées dans la direction de la nervure à laquelle elles appartiennent¹⁰, et dans le modèle, le comportement des parois des cellules vasculaires dépend de leur orientation relative à

9. Pour revenir sur le choix de la règle de division utilisée ici, l’ordre qui résulte de l’application de la règle que nous avons rejetée (figure 3.9b) briserait l’isotropie des tissus indifférenciés.

10. Ceci vaut pour les tissus vasculaires formés au cours du développement. Dans la formation de tissus vasculaires après une blessure, les cellules qui se différencient conservent leur orientation d’origine, qui peut ne pas coïncider avec celle du chemin emprunté par le tissu vasculaire [97].

une « orientation locale » du domaine occupé par le tissu vasculaire, caractérisée par un tenseur d'ordre deux. Comme le montre la figure 3.11, ce tenseur est anisotrope quand l'orientation peut être définie sans ambiguïté, loin des jonctions entre nervures, et devient plus isotrope au voisinage des jonctions. La viscosité des parois des cellules vasculaires est définie en fonction de leur orientation et de l'orientation locale du tissu, de manière à donner aux cellules le comportement schématisé par la figure 3.12. En dehors des jonctions, les cellules vasculaires ont une viscosité qui varie entre $2\nu_0$, où ν_0 est la viscosité des cellules indifférenciées, dans la direction transversale à la nervure et $\lambda\nu_0$, où $\lambda > 2$, dans la direction longitudinale. Dans les jonctions enfin, toutes les parois ont une viscosité élevée¹¹. Le choix de la valeur $2\nu_0$ dans la direction transversale entraînerait pour un tissu isolé une croissance deux fois moins rapide. Une telle vitesse de croissance dans la direction transversale est cohérente avec la distribution des diamètres des nervures dans les feuilles (voir paragraphe 1.2.2). En ce qui concerne le valeur de λ , les résultats présentés ici ont été obtenus avec $\lambda = 5$. En deçà de cette valeur, l'effet des différences de comportement mécanique se manifeste de manière moins nette. Au delà, les résultats ne changent pas significativement.

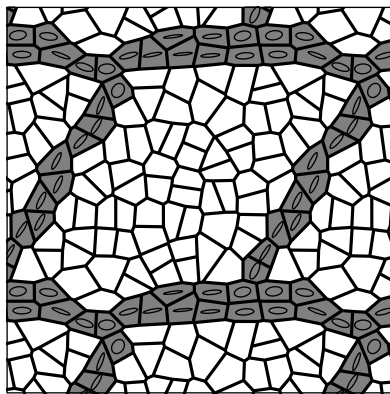


FIGURE 3.11 – Tenseur d'orientation. Sur cette image et les suivantes, les cellules vasculaires sont représentées en gris.

3.2.5 Division des aréoles

On s'intéresse ici principalement à la réorganisation des nervures qui accompagne leur croissance, plutôt qu'à leur différenciation comme au chapitre 2, et l'on décrit la formation de nouvelles nervures au cours de la croissance par des règles géométriques, définies de manière heuristique. Ces règles, dont nous verrons plus loin que les détails ont peu d'importance, sont les suivantes. On suppose que lorsque la surface d'une aréole dépasse un certain seuil, celle-ci est divisée en plusieurs aréoles par la formation de nouvelles nervures reliant son centre C à sa périphérie.

Les nouvelles nervures sont ajoutées une à une, en procédant de la manière suivante (figure 3.13). On définit pour toute paroi cellulaire p située sur le pourtour de l'aréole

11. La construction du tenseur d'orientation et le comportement des parois en fonction de l'orientation sont décrits de manière détaillée à l'annexe A.4.

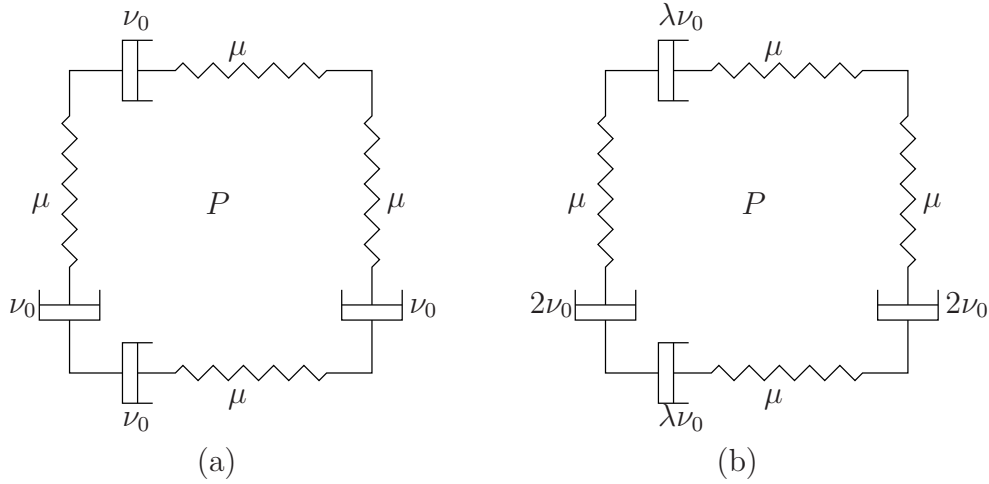


FIGURE 3.12 – (a) Cellule indifférenciée (b) Cellule vasculaire (la direction de la nervure est horizontale)

une fonction que l'on cherchera à maximiser,

$$f(p) = \frac{rl(p)}{d(C, p)} \Pi_i g(d(p_i, p)). \quad (3.15)$$

Dans cette formule, r est le « rayon » de l'aréole (défini par $\pi r^2 = S$, où S est la surface de l'aréole), $l(p)$ la longueur du côté p et $d(C, p)$ la distance qui le sépare du centre. Le terme $l(p)$ est introduit pour pénaliser les parois courtes, afin d'éviter que la nervure ne forme un étranglement à son extrémité. Les p_i sont les extrémités des nervures déjà ajoutées, et le terme $g(d(p_i, p))$, où $d(p_i, p)$ désigne la distance entre p_i et p , exclut les points trop proches de p_i ($g(0) = 0$ et g tend vers un quand la distance augmente ; plus précisément, on a utilisé $g(d) = \tanh d/r$). On détermine le maximum de f , et si ce maximum dépasse un certain seuil ($3/4$), on rajoute une nervure reliant le point correspondant au centre. On répète cette procédure jusqu'à ce que le maximum soit inférieur au seuil.

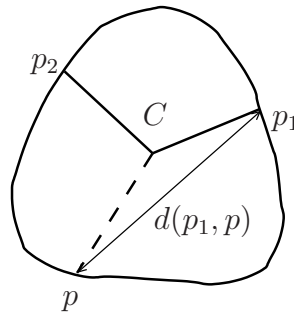


FIGURE 3.13 – Procédure de division des aréoles

Pour chaque nouvelle nervure, on fait passer un ensemble de cellules formant un chemin continu entre le centre de l'aréole et l'autre extrémité de l'état « indifférencié » à l'état « vasculaire ». On tâche de former le chemin le plus court possible, tout en évitant de passer d'une cellule à une autre si leur paroi commune est courte, ce qui formerait

un étranglement dans la nervure (figure 3.14). A chaque pas, partant d'une cellule c_i , le critère utilisé pour déterminer la direction du prochain pas est le suivant : on calcule pour chacune des cellules voisines c_j le gain de distance $d(c_i, p) - d(c_j, p)$, où p est le point vers lequel on se dirige, que l'on multiplie par la longueur $l(p_{ij})$ de la paroi commune des deux cellules, afin de pénaliser la traversée de parois courtes. La cellule suivante est celle qui maximise ce produit.

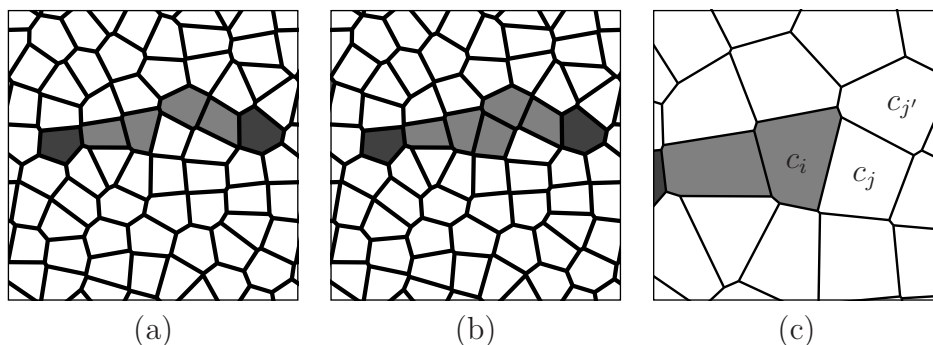


FIGURE 3.14 – (a) Le chemin le plus court entre les deux cellules à relier présente un étranglement (b) Le chemin construit suivant la procédure décrite dans le texte (c) Un pas de la construction de ce chemin. Parmi les voisines de c_i , la cellule $c_{j'}$ est la plus proche de la cellule vers laquelle on se dirige, mais la paroi $p_{ij'}$ est très courte, et le chemin passe par la cellule c_j .

Comme le montre la figure 3.15, le nombre de nervures dépend de la forme de l'aréole. Avec les paramètres choisis, on obtient deux segments (formant une unique nervure qui partage l'aréole en deux) ou trois. Typiquement, une aréole de forme allongée est divisée en deux, et une aréole à peu près ronde en trois.

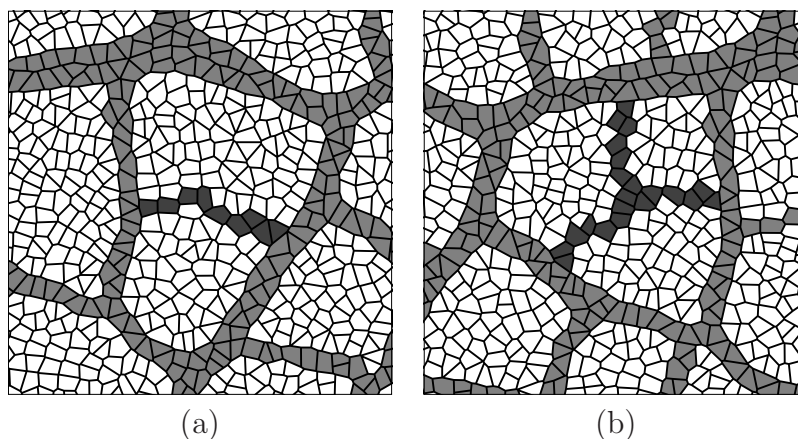


FIGURE 3.15 – Deux exemples de division des aréoles (a) Une aréole allongée (b) Une aréole plutôt ronde. Les nouvelles nervures sont représentées en gris foncé.

Les règles que nous venons de décrire peuvent être vues comme une expression simplifiée de l'hypothèse de canalisation de l'auxine, telle qu'elle est présentée notamment

par Dimitrov et Zucker [26]. La fonction f peut en effet être interprétée comme une estimation du flux d’auxine circulant entre un maximum de concentration au centre de l’aréole et sa périphérie, g traduisant une compétition entre les nervures pour ce flux. Cependant, ces règles géométriques sont également compatibles avec d’autres mécanismes de différenciation envisageables, et notamment des mécanismes faisant intervenir les contraintes mécaniques, tel que celui décrit au chapitre précédent.

3.2.6 Reformulation au moyen d’une mesure de distance

A posteriori, il nous est apparu que des règles équivalentes pouvaient être formulées de manière plus élégante en termes d’une mesure de distance entre cellules définie de la façon suivante. Si l’on associe à chaque paroi entre deux cellules adjacentes une résistance inversement proportionnelle à la longueur de cette paroi (correspondant à une conductance proportionnelle à cette longueur), on peut définir la résistance d’un chemin entre deux cellules comme la somme des résistances des parois franchies le long du chemin, et un « chemin le plus court » entre deux cellules comme le chemin de moindre résistance. Par construction, il est clair que l’application qui associe à deux cellules la résistance de ce chemin est une mesure de distance. Chaque nouvelle nervure peut être définie comme le chemin le plus court entre le centre et la périphérie de l’aréole, que l’on peut construire en calculant de proche en proche les distances au centre. A l’évidence, cette formulation nous rapproche beaucoup de l’hypothèse de canalisation.

3.3 Evolution du réseau

Pour les simulations que nous avons réalisées, nous avons utilisé des conditions au bords périodiques. En effet, c’est ici la structure locale du réseau vasculaire qui nous intéresse. La disposition des nervures principales est liée à la forme de la feuille, et régie par des mécanismes spécifiques [101]. Partant de la même condition initiale que pour un tissu uniforme (un petit nombre de cellules), on laisse croître le tissu jusqu’à ce qu’il atteigne une certaine taille, puis on place les deux premières nervures à des endroits déterminés, formant ainsi une première aréole (figure 3.17b)¹². On peut ensuite utiliser les règles de division des aréoles décrites au paragraphe 3.2.5 pour ajouter de nouvelles nervures au cours de la croissance. On laisse la croissance se poursuivre jusqu’à ce que le système atteigne une certaine taille, puis la croissance seule se poursuit pendant un certain temps sans ajout de nouvelles nervures (de même que dans le développement des feuilles).

Afin d’évaluer l’effet des différences de comportement mécanique entre cellules indifférenciées et vasculaires sur l’état mécanique du tissu, on calcule la contrainte moyenne dans chaque cellule en fonction des tensions dans ses parois. Comme le montre la figure 3.16, les contraintes sont relativement isotropes dans les cellules indifférenciées, tandis que des tensions longitudinales importantes apparaissent dans les nervures. On peut aisément comprendre ce résultat. En effet, les nervures, solidaires du reste du tissu,

12. Afin qu’elles s’intègrent dans l’organisation hiérarchique des nervures qui se forment par la suite, les deux premières nervures sont ajoutées l’une après l’autre, comme si elles provenaient des divisions successives d’une aréole dont le système représenterait une partie.

croissent à la même vitesse que lui dans le sens de leur longueur. Leur plus grande viscosité se traduit donc par des contraintes longitudinales accrues. Dans la direction transversale, au contraire, les contraintes dans les nervures sont du même ordre que dans les cellules indifférenciées du fait de la continuité des contraintes à la frontière de la nervure. Dans cette direction, la plus forte viscosité des cellules vasculaires entraîne une croissance plus lente (leur largeur relative diminue au cours du temps).

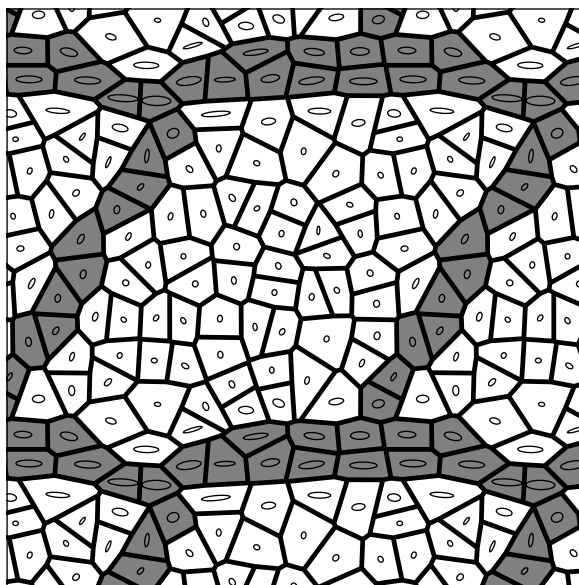


FIGURE 3.16 – Représentation de la contrainte moyenne dans chaque cellule. Des contraintes de tension se développent progressivement dans les nervures au cours de leur croissance. Elles sont clairement visibles dans la nervure horizontale, plus ancienne.

Les contraintes de tension qui se développent dans les nervures se manifestent par différents effets sur leur évolution (figure 3.17). D’une part, elles tendent à rendre plus régulières les frontières des nervures, et plus droits les segments de nervures reliant deux jonctions. D’autre part, les forces exercées sur les jonctions entraînent leur déplacement progressif et une déformation du réseau¹³. Au terme de la simulation, l’aspect du réseau, notamment les coudes que forment les nervures aux jonctions, est qualitativement similaire à la structure locale du réseau vasculaire dans une feuille, dont la figure 3.18 donne un exemple. Afin de préciser cette comparaison, nous avons entrepris une étude statistique des propriétés géométriques des réseaux obtenus.

3.4 Analyse statistique

La simulation a été reproduite à plusieurs reprises avec des conditions initiales perturbées aléatoirement. Les réseaux obtenus ont été analysés suivant la procédure décrite

13. Nous avons indiqué sans plus de précisions que la viscosité des parois était uniformément élevée dans les jonctions. Si on lui donne une valeur égale à la viscosité longitudinale $\lambda\nu_g$, la croissance des jonctions est plus rapide que la croissance en largeur des nervures. On a donc choisi une valeur plus élevée, $2\lambda_g$.

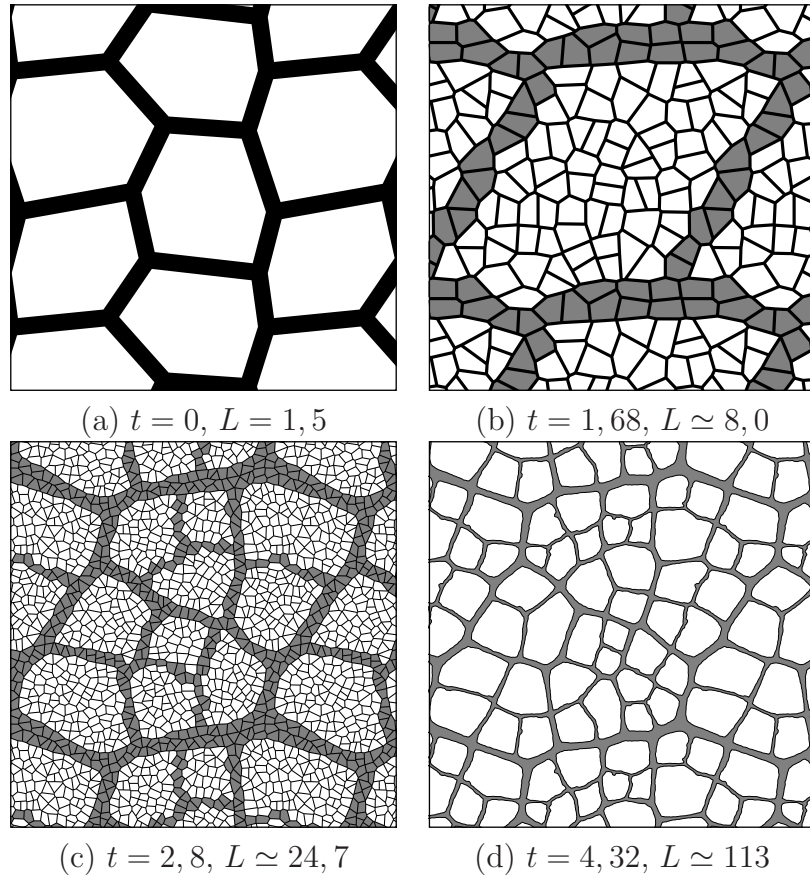


FIGURE 3.17 – Evolution du réseau. (d) Les cellules individuelles ne sont pas représentées.

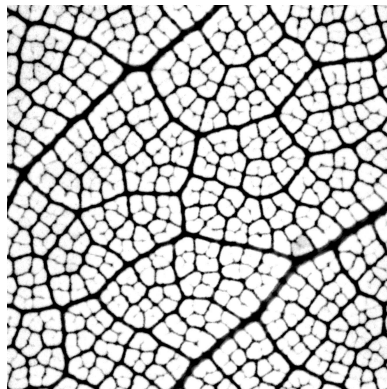


FIGURE 3.18 – Détail d'une feuille de Pittosporum

à l'annexe A.3 afin de mesurer les largeurs et les orientations de leurs branches. La structure hiérarchique des réseaux se manifeste par une distribution étalée des largeurs (figure 3.19)¹⁴. Pour la caractérisation de leur structure locale, on a repris la démarche de Bohn *et al.* [15]. A chaque jonction, on classe les branches suivant leur largeur (dans l'ordre décroissant, w_L , w_I et w_S) et on mesure les angles qu'elles forment entre elles (figure 3.20).

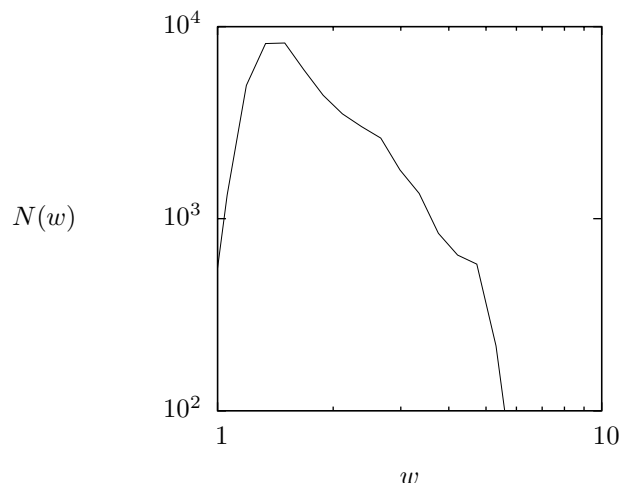


FIGURE 3.19 – Distribution des largeurs

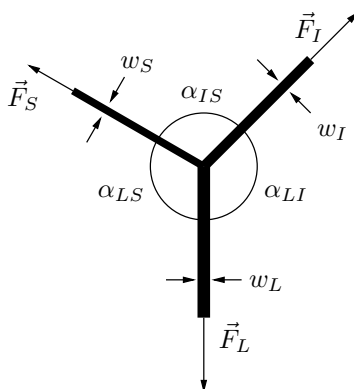


FIGURE 3.20 – Diagramme d'une jonction

Pour chaque nervure, le rapport w_S/w_L permet de savoir si l'on a affaire à une jonction entre une petite nervure qui se raccorde à une nervure plus importante ou à une jonction entre trois nervures de taille comparable. En traçant le rapport w_I/w_L en fonction du rapport w_S/w_L (figure 3.21), on vérifie que, comme dans les feuilles, w_I et w_L sont toujours proches, ce qui est manifeste à l'examen des réseaux et naturel au regard de leur construction. Les distributions des angles α_{LI} , α_{LS} et α_{IS} (définis sur la figure 3.20),

¹⁴. De par sa construction, on peut s'attendre à ce que le modèle présente un comportement auto-similaire. La profondeur de la hiérarchie obtenue dans les simulations est toutefois insuffisante pour le vérifier.

elles aussi, sont proches des observations. Leur aspect étalé témoigne de la déformation du réseau.

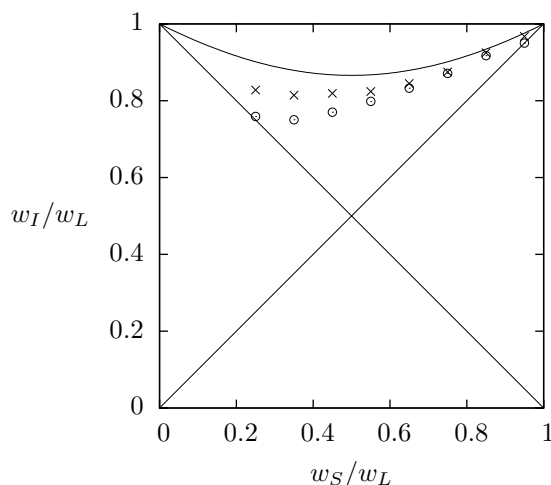


FIGURE 3.21 – Valeur moyenne du rapport w_I/w_L en fonction du rapport w_S/w_L . Les cercles représentent les observations de Bohn *et al.* [15], les croix nos simulations.

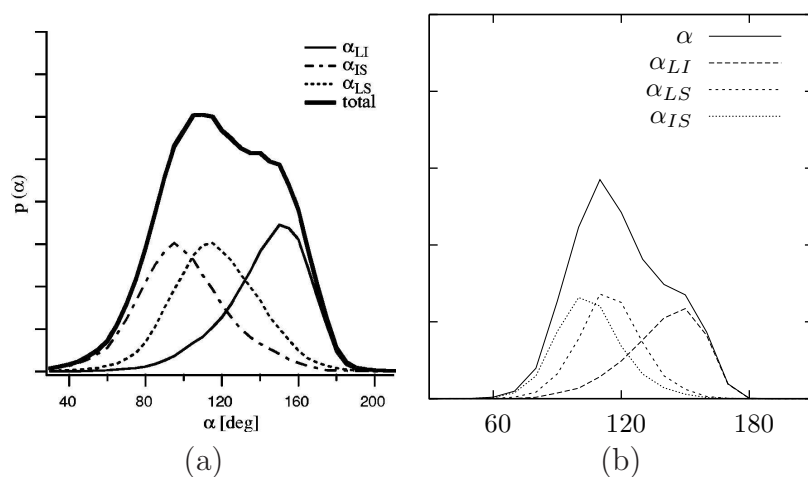


FIGURE 3.22 – Distributions des angles entre nervures (a) Observations (figure extraite de la référence [15]) (b) Simulations

La propriété des réseaux de nervures qui a conduit à l'expression du « modèle de force » est l'existence d'une corrélation entre angles et largeurs des nervures (figure 3.23a). La variation de α_{LI} en fonction de w_S/w_I peut être considérée comme la signature du modèle de force, une valeur faible de ce rapport correspondant à une nervure qui se raccorde à une nervure plus importante, qui reste à peu près droite (α_{LI} est proche de 180°), tandis qu'une valeur proche de 1 correspond à une jonction entre trois nervures de tailles voisines, qui forment des angles voisins de 120° . Un résultat remarquable est que l'angle α_{LS} entre la plus petite nervure et la plus importante reste voisin de 120° ,

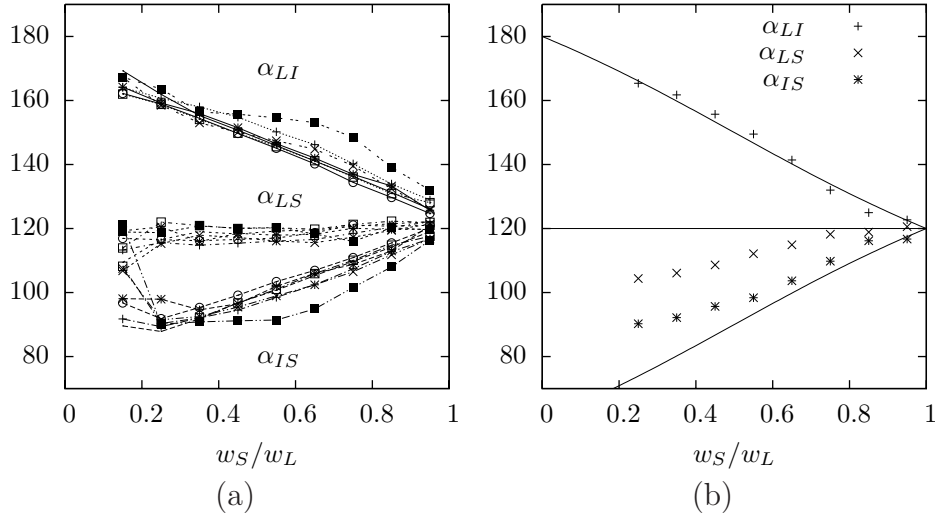


FIGURE 3.23 – Valeurs moyennes des angles entre nervures en fonction du rapport w_S/w_L (a) Observations sur des feuilles de différentes espèces (données de Bohn *et al.* [15]) (b) Simulations (croix) et prédictions du modèle de force dans l’hypothèse $\alpha_{LS} = 120^\circ$.

indépendamment des tailles relatives des nervures. Il persiste ainsi une forte asymétrie entre α_{LS} et α_{IS} quand le rapport w_S/w_L diminue, tandis que w_I et w_L se rapprochent.

Dans ce qui suit, on utilisera comme référence pour l’examen des corrélations entre angles et largeurs deux expressions analytiques du modèle de force. Dans la première, on suppose $w_I = w_L$, auquel cas l’équilibre des forces se traduit par

$$\cos \alpha_{LS} = \cos \alpha_{IS} = -\frac{w_S}{2w_L}. \quad (3.16)$$

Dans la seconde, on suppose $\alpha_{LS} = 120^\circ$. On a alors

$$\frac{w_I}{w_L} = \sqrt{1 - \frac{w_S}{w_L} + \left(\frac{w_S}{w_L}\right)^2} \quad (3.17)$$

et

$$\cos \alpha_{LI} = \frac{\frac{w_S}{w_L} - 2}{2\sqrt{1 - \frac{w_S}{w_L} + \left(\frac{w_S}{w_L}\right)^2}}. \quad (3.18)$$

Les deux expressions de α_{LI} obtenues sont très voisines l’une de l’autre (à quelques degrés près) ainsi que de la droite $\alpha_{LI} = 180^\circ - 120w_S/w_L$.

En comparant les résultats de nos simulations à ces courbes et aux données expérimentales, on constate qu’elles satisfont le modèle de force, surtout si l’on considère les variations de α_{LI} , qui sont les plus significatives¹⁵.

15. Les deux variantes analytiques du modèle de force donnent des expressions très différentes pour les autres angles. Leurs valeurs moyennes dans les simulations sont sensibles au critère que l’on utilise pour exclure les jonctions trop proches (voir l’annexe A.3).

3.5 Discussion

Nos résultats suggèrent que ce sont des forces de tension développées pendant la croissance qui déterminent la structure locale des réseaux de nervures. Les « forces virtuelles » introduites dans le modèle de force correspondraient donc à des forces mécaniques, dont la géométrie des jonctions refléterait l'équilibre. L'hypothèse d'une différence de comportement mécanique entre cellules indifférenciées et cellules vasculaires, et les tensions qui en résultent au cours de la croissance, permettent de rendre compte de différents aspects de la forme des tissus vasculaires. D'une part, ces tensions contribuent à rendre plus droites les nervures, ainsi que leurs bords. L'absence d'une différence de comportement entre les deux tissus conduit à un tissu vasculaire très irrégulier (figure 3.24). La frontière entre les deux tissus présente un aspect qui évoque celle qui sépare deux clones dans une mosaïque génétique.

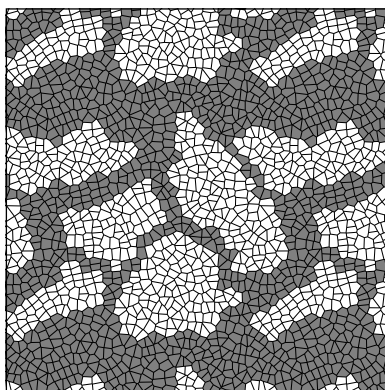


FIGURE 3.24 – Tissu vasculaire irrégulier obtenu avec des propriétés mécaniques uniformes

D'autre part, on a constaté que la géométrie des jonctions dans les réseaux issus des simulations vérifiait le « modèle de force ». Dans la mesure où les nervures sont introduites suivant des règles géométriques qui ne peuvent traduire qu'approximativement les mécanismes de différenciation des nervures, il convient de justifier que l'on attribue à la seule réorganisation la structure obtenue.

3.5.1 Modèle simplifié

Afin de montrer qu'il est légitime de traiter séparément différenciation et réorganisation dans une analyse de la géométrie des réseaux de nervures, nous avons étudié le rôle respectif de ces deux facteurs en nous appuyant sur un modèle simplifié où le réseau vasculaire est représenté par un ensemble de segments délimitant des aréoles polygonales (figure 3.25). Les nervures sont ajoutées au cours du développement suivant les mêmes règles géométriques que celles utilisées dans le modèle cellulaire, et croissent en largeur à un rythme inférieur de moitié au taux de croissance du système (correspondant à sa valeur théorique dans le modèle cellulaire).

Dans une première variante, la croissance du réseau est uniforme, si bien que son développement se réduit à une division successive de l'espace (comme sur le schéma de

la figure 1.9). Comme le montre la figure 3.25a, la structure obtenue n'est pas réaliste, puisque toutes les jonctions comportent un angle de 180° , exception faite des jonctions entre trois nervures de même taille, issues de la division d'une aréole. Ces jonctions, qui correspondent à des valeurs de $w_S/w_L = 1$ et à des angles tous égaux en moyenne, et donc égaux à 120° , contribuent à une certaine corrélation entre angles et diamètres (figure 3.27a). Malgré tout, la distribution des angles est largement concentrée autour de 90 et 180° (figure 3.26a). Ceci confirme l'importance de la réorganisation dans la structure du réseau.

Dans une seconde version, chaque segment (chaque nervure) se comporte comme une tige viscoélastique. On reprend ici les équations du modèle cellulaire, en substituant à l'épaisseur h des parois cellulaires la largeur w_i des nervures. L'équation 3.10 reliant déformation élastique et allongement irréversible est inchangée puisque h n'y figurait pas :

$$\mu \left(\frac{l_i}{l_i^0} - 1 \right) = \frac{\nu_i}{l_i^0} \frac{dl_i^0}{dt}. \quad (3.19)$$

L'énergie mécanique 3.11 prend la forme

$$E = \sum_{i \in \text{segments}} \frac{\mu w_i}{2} \left(\frac{l_i}{l_i^0} - 1 \right)^2, \quad (3.20)$$

où l'on a omis l'énergie potentielle de pression car on considère des conditions aux bords périodiques. Ce modèle, qui peut être envisagé comme une limite du modèle cellulaire où l'on néglige la viscosité des tissus indifférenciés devant celle des tissus vasculaires, produit des motifs similaires (figure 3.25b). Les distributions des angles sont analogues (figure 3.26b), et les corrélations entre largeurs et angles vérifient le modèle force (figure 3.27b). On a comparé ici les données issues des simulations aux prédictions du modèle de force sous l'hypothèse $w_I = w_L$, exactement vérifiée dans le modèle simplifié¹⁶. Notons que les résultats obtenus avec le modèle cellulaire (figure 3.23b) le situent à mi-chemin entre les deux variantes analytiques du modèle de force ($\alpha_{LS} = 120^\circ$ et $w_I = w_L$), dont la première décrit bien les observations. Ceci s'explique peut-être à la lumière de la figure 3.21, qui montre que, relativement aux données expérimentales, w_I et w_L sont plus proches en moyenne dans le modèle.

S'il repose sur les mêmes ingrédients que le modèle cellulaire, le modèle simplifié décrit ci-dessus est bien plus économique et nous a permis d'étudier différentes variantes, représentées sur la figure 3.25. Nous avons notamment examiné le rôle des règles de division des aréoles dans la structure du réseau, reproduisant les mêmes simulations en utilisant pour diviser les aréoles les règles de division des cellules du modèle cellulaire. Une aréole est alors toujours divisée en deux, plutôt qu'en deux ou trois (figure 3.25c). Les distributions des angles sont légèrement modifiées (figure 3.26c), ce que l'on peut attribuer à l'absence de jonctions entre trois nervures de même taille. En revanche, les corrélations entre angles et diamètres ne changent pas de manière significative (figure 3.27c). Ceci confirme que c'est bien la réorganisation du réseau au cours de la croissance, plus que les mécanismes de formation des nervures, qui déterminent la structure locale du réseau, et justifie que l'on espère en rendre compte par une description de leur croissance.

16. La distinction entre les deux nervures est donc arbitraire, et les grandeurs définies relativement à l'une ou l'autre coïncident aux variations statistiques près.

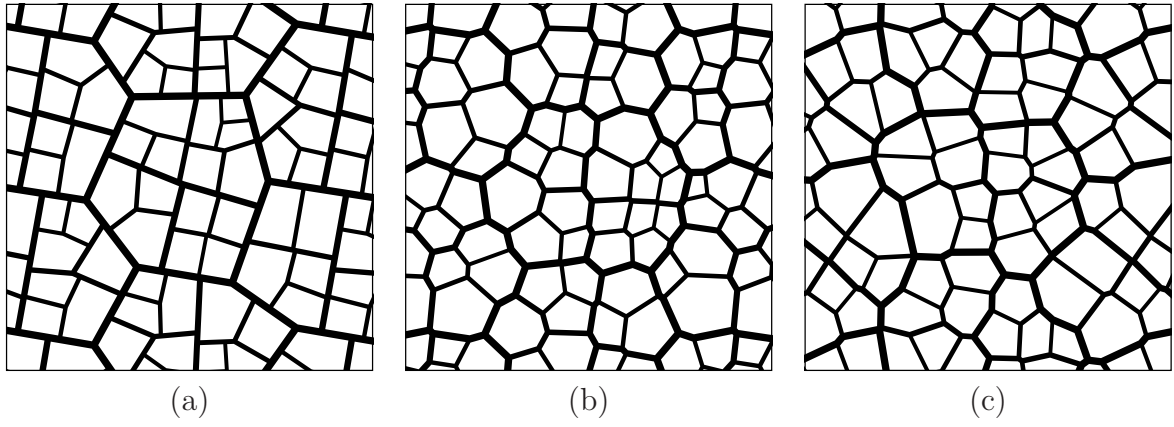


FIGURE 3.25 – Différentes variantes du modèle simplifié (a) Croissance uniforme (b) Réorganisation (c) Autre règle de division

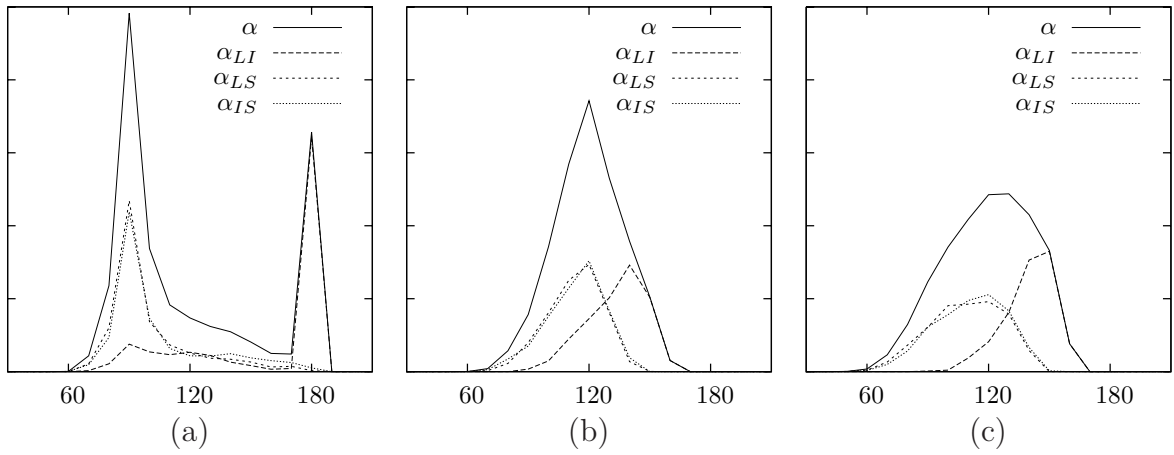


FIGURE 3.26 – Distributions des angles dans le modèle simplifié (a) Croissance uniforme (b) Réorganisation (c) Autre règle de division

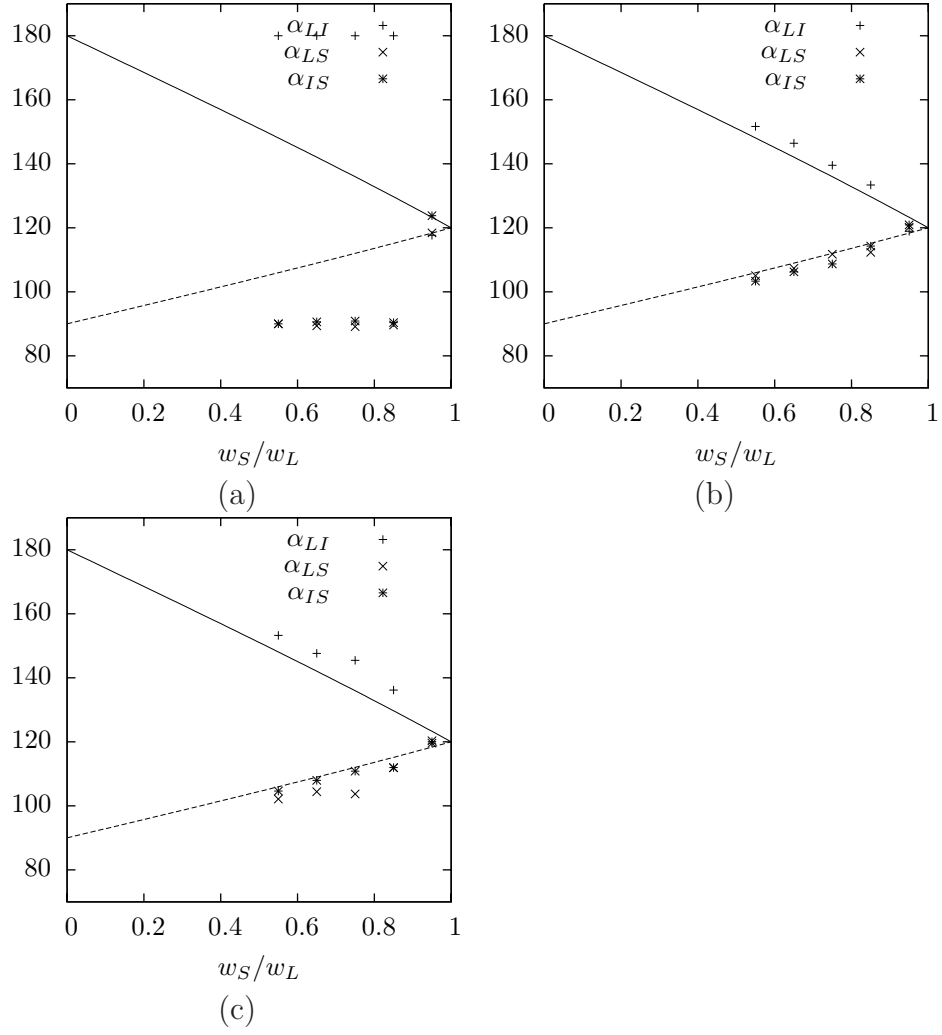


FIGURE 3.27 – Corrélations entre largeurs et angles dans le modèle simplifié (a) Croissance uniforme (b) Réorganisation (c) Autre règle de division Les courbes correspondent aux prédictions du modèle de force avec $w_I = w_L$.

3.5.2 Pertinence du modèle

Le modèle que nous avons proposé repose sur de nombreuses simplifications, qui méritent une discussion. On a notamment supposé que les cellules vasculaires ne se distinguaient des cellules indifférenciées que par leur viscosité plus importante. Sur ce point, on peut aisément se convaincre que toute autre différence allant dans le même sens, par exemple un module élastique plus élevé ou des parois plus épaisses, conduirait de même à des tensions au cours de la croissance. Ce mécanisme pourrait ainsi contribuer à l'organisation du réseau vasculaire tout au long de son développement, alors que les tissus qui le composent évoluent et se spécialisent.

La forme allongée des cellules vasculaires, que nous avons invoquée pour justifier le modèle, n'y est pas décrite. Les tensions auxquelles elles sont soumises leur donnent une croissance anisotrope, mais la division cellulaire les empêche de devenir très allongées. Il faudrait pour qu'elles le deviennent incorporer au modèle leurs divisions longitudinales. Toutefois, la réponse d'un tissu composé de cellules allongées ne serait pas décrite correctement par des tiges élastiques, l'espacement des parois transversales conduisant à un affaiblissement du tissu dans cette direction. Une représentation tridimensionnelle serait alors indispensable. Notons que l'allongement des cellules vasculaires pourrait à lui seul induire des tensions, les propriétés mécaniques des parois étant inchangées, du fait de la densité de parois accrue que la diminution de leur diamètre entraîne dans la section de la nervure.

Enfin, si notre modèle prédit une force proportionnelle à la largeur des nervures à deux dimensions, il prédirait à trois dimensions une force proportionnelle à leur section, c'est-à-dire au carré de leur diamètre. On pourrait retrouver la dépendance observée expérimentalement¹⁷ si la réponse mécanique des nervures était dominée par la gaine fasciculaire qui les entoure.

3.5.3 Expériences envisageables

Il n'est pas certain qu'il soit possible de donner une confirmation expérimentale directe du mécanisme de réorganisation des réseaux de nervures que nous proposons. Il faudrait pour cela mesurer les contraintes auxquelles sont soumises les cellules vasculaires ou leur propriétés mécaniques. En revanche, on peut prévoir d'après notre modèle que la géométrie du réseau serait affectée par l'application de forces mécaniques à une feuille pendant son développement. L'équipe d'Eran Sharon (université de Jérusalem) a développé un dispositif expérimental permettant d'appliquer des forces à des feuilles en croissance. Ce dispositif devrait permettre d'étudier l'effet des contraintes sur le développement des feuilles, et, peut-être, sur les nervures.

Une autre situation où une tension dans les nervures serait susceptible de se manifester serait dans les chimères constituées de clones présentant des vitesses de croissance différentes [113]. En effet, on peut supposer qu'une nervure traversant obliquement la frontière entre deux clones aurait tendance à former un coude sous l'effet des différentes vitesses de croissance, tendance à laquelle la tension s'opposerait (figure 3.28).

17. Dans le « modèle de force » qui décrit les observations, les forces sont proportionnelles aux diamètres des nervures.

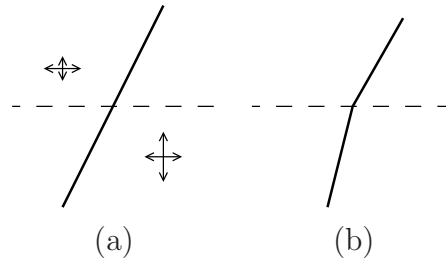


FIGURE 3.28 – (a) Une nervure (trait plein) traversant la limite (en pointillés) entre deux régions présentant des vitesses de croissances différentes (indiquées par les flèches). (b) Sous l’effet de la croissance, la nervure forme un coude.

3.5.4 Origine de l’orientation

On a supposé que les cellules vasculaires présentaient des propriétés mécaniques anisotropes, et l’on peut se demander quelle serait l’origine de cette anisotropie. Un des premiers signes de la différenciation des tissus vasculaires est l’expression polaire des transporteurs d’auxine PIN, et il serait tentant de supposer que c’est cette polarité qui gouverne les propriétés mécaniques des cellules.

Chapitre 4

Réseaux de transport optimaux

Dans les modèles de la formation des réseaux de nervures présentés aux chapitres précédents, on s'est attaché à décrire leur différenciation et leur croissance, en ne tenant aucun compte de leur fonction de transport. Les diamètres des nervures étaient alors le reflet de l'ordre de leur formation. Si cette simplification peut se justifier pour l'étude de la structure locale du réseau vasculaire, le transport est un élément incontournable dans une discussion de sa structure globale. Ainsi, si l'on observe une feuille entière (figure 4.1), on constate que la nervure principale, dont on sait qu'elle se forme d'un seul tenant au début du développement de la feuille, présente un diamètre bien plus important à sa base qu'à son extrémité. Il paraît naturel de supposer que cette variation de diamètre est une adaptation au flux que transporte la nervure, qui est plus important près du pétiole, où elle concentre la totalité du flux qui parvient à la feuille. On peut alors se demander si le diamètre de l'ensemble des nervures est ajusté au flux qu'elles transportent, et si la structure globale du réseau peut être comprise comme réalisant un optimum de ses propriétés de transport, optimum qui serait atteint par une régulation locale.

Il s'agit là d'une question ancienne, qui n'est pas spécifique au système vasculaire des plantes. Murray [76] a proposé un principe de dissipation minimale pour rendre compte de la structure du réseau vasculaire animal. Un mécanisme de la régulation de son développement, qui fait intervenir les contraintes de cisaillement induites par l'écoulement sanguin, a été identifié. Il semble que les nervures des plantes vérifient également la « loi de Murray »¹, ce qui suggère qu'un principe analogue est pertinent aussi dans ce cas. Toutefois, l'étude théorique des réseaux de transport optimaux montre qu'il présentent généralement une structure arborescente, tandis que les réseaux de nervures sont fortement réticulés. Une explication possible de la redondance des réseaux de nervures est qu'elle contribue à leur robustesse [95]. En effet, si une région de la feuille est endommagée, interrompant le trajet de certaines nervures, l'ensemble de la feuille reste irrigué par des chemins qui contournent la blessure. On pourrait alors envisager la structure des feuilles comme un compromis entre différents facteurs, dont leur résistance hydraulique et leur robustesse. La question des mécanismes qui donnent naissance aux boucles, et qui assurent qu'une redondance importante se maintient au cours du développement, resterait alors entière².

1. Le raisonnement de Murray et la loi géométrique qu'il en a déduite sont présentées plus loin.

2. Rappelons qu'il s'agit aussi d'une des principales difficultés auxquelles se heurte le modèle de canalisation de l'auxine.

Dans ce chapitre, après une illustration des liens entre transport et géométrie dans les réseaux de nervures, et une présentation de quelques résultats de l'étude des réseaux de transport optimaux et de leur application aux réseaux naturels, nous proposerons une interprétation de la redondance des réseaux de nervures. Nous montrerons en effet que si l'on tient compte des fluctuations des courants qui traversent un réseau, la structure qui assure une conduction optimale présente des boucles. On vérifiera en outre que cette structure peut être atteinte par une régulation locale. Une mesure de la redondance des réseaux, permettant une étude quantitative de leur structure, sera introduite.

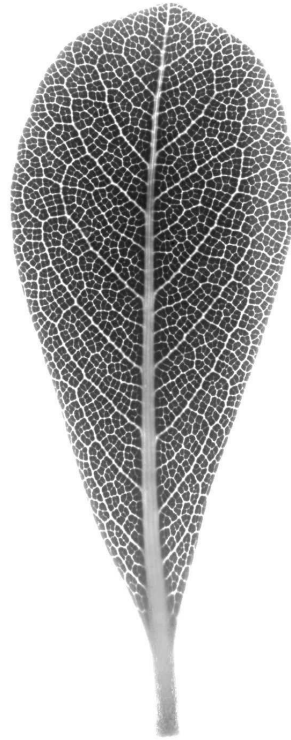


FIGURE 4.1 – Une feuille de Pittosporum

4.1 Transport et géométrie

On a noté en introduction que l'évolution des diamètres des nervures le long de leur parcours suggère une adaptation à leur fonction de transport. On peut également en lire une indication dans leur trajet. Sur la figure 4.2, on observe que les nervures les plus importantes sont plus droites, ce qu'intuitivement on peut supposer être une organisation efficace pour le transport. Ce lien entre l'organisation hiérarchique du réseau et la disposition des nervures se confirme si l'on reproduit le tracé des nervures avec des lignes d'épaisseur uniforme (figure 4.3). Les nervures principales demeurent clairement identifiables.

En s'appuyant sur ces observations, on peut tenter de reconstituer la hiérarchie des nervures de la manière suivante : on suppose qu'un flux parcourt la feuille, d'une source

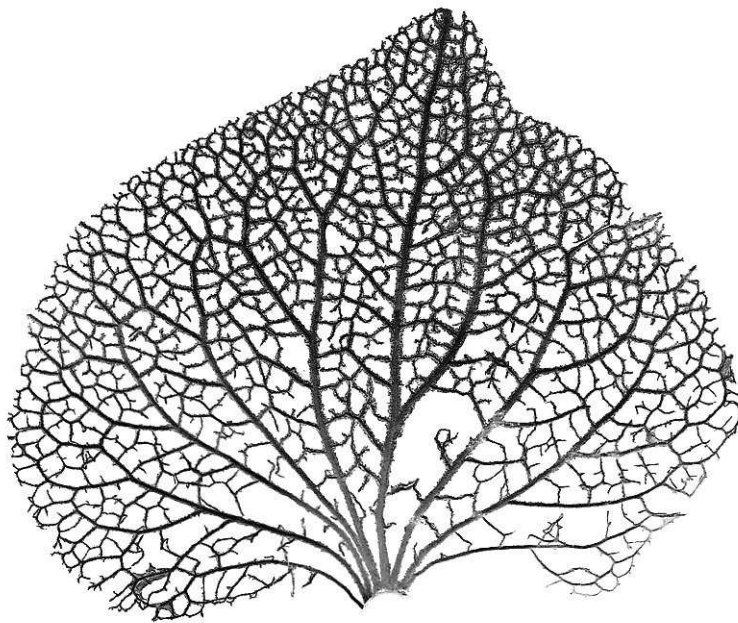


FIGURE 4.2 – Nervures d'une feuille d'hortensia [2]

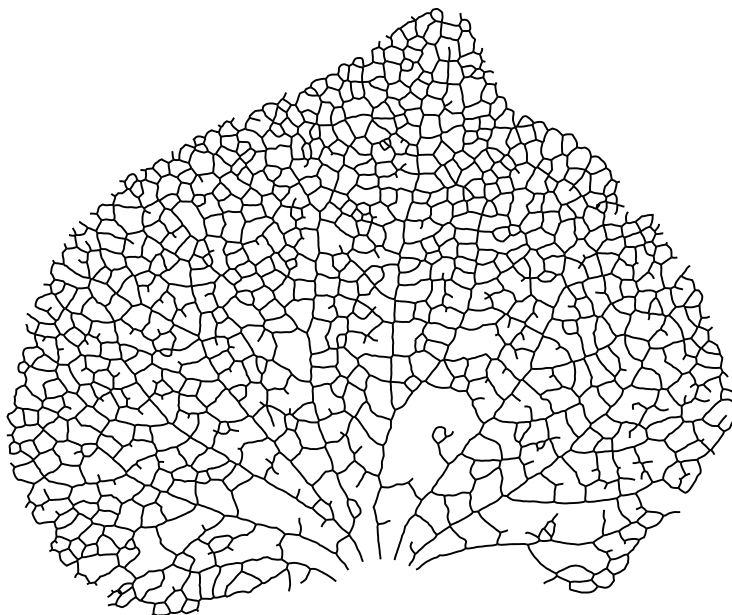


FIGURE 4.3 – Squelette géométrique du réseau de nervures de la figure précédente

située à sa base à un ensemble de puits distribués sur sa surface, en empruntant pour rejoindre chaque puits le chemin le plus court le long du réseau. Pour représenter la structure obtenue, on associe à chaque lien un diamètre proportionnel à la racine carrée du flux qui le traverse, ce qui correspondrait au diamètre d'un tuyau poreux de conductance proportionnelle au flux. Notons que dans un tel réseau de tuyaux poreux, l'écoulement considéré correspond à un écoulement physique dérivant d'un champ de pression (qui varie linéairement par rapport à la distance à la source le long du réseau).

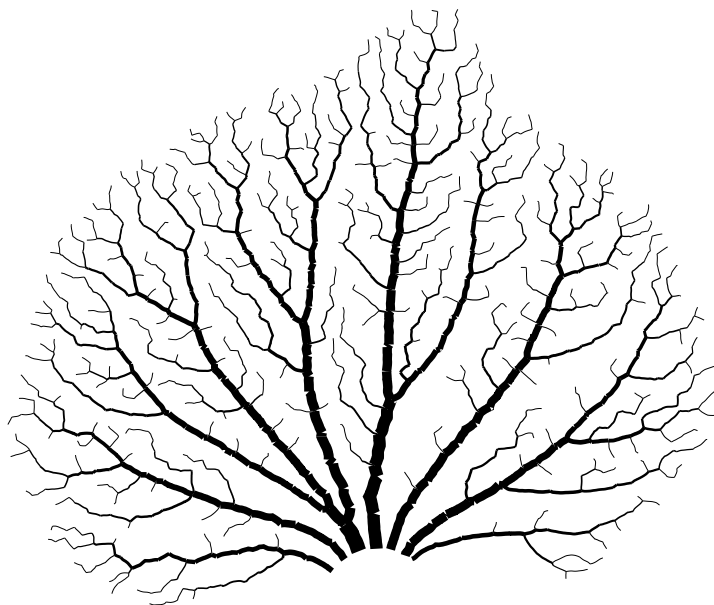


FIGURE 4.4 – Une première tentative de reconstruction de la hiérarchie des nervures

La figure 4.4 montre le résultat de cette procédure. On constate qu'une part importante du flux se concentre effectivement sur le trajet des nervures principales. Toutefois, on ne retrouve pas dans la structure obtenue les anastomoses (reconnexions) entre nervures principales clairement visibles sur l'image d'origine, mais une arborescence de chemins d'importance décroissante qui rejoint la marge de la feuille. Ceci n'est pas étonnant : l'ensemble des chemins les plus courts reliant les sommets d'un graphe à l'un de ses sommets forme un arbre. En effet, si cet ensemble contient un chemin fermé, il existe un point relié par deux chemins différents à la base, qui ont donc la même longueur. Ceci est en général impossible pour un graphe arbitraire³. Un même argument s'applique à tout écoulement stationnaire dérivant d'un champ de pression. Il existe au sein de chaque boucle un point où le gradient de pression et donc le flux s'annule. Comment comprendre alors, si l'on suppose une adaptation du réseau au flux, le maintien de boucles importantes lors du développement de la feuille ? De fait, les réseaux de transport optimaux, dont nous verrons que la construction présentée dans ce paragraphe représente un cas particulier, ont généralement une structure arborescente.

3. Au contraire, si l'on se place sur un réseau régulier, il existe une multitude de chemins de longueur égale reliant deux points donnés.

4.2 Problèmes de transport optimal

Il existe de nombreuses formulations de la question du transport optimal. On peut y ranger certains problèmes de « chemin le plus court », comme la construction de l'arbre couvrant minimal d'un ensemble de points, qui est le graphe le plus court les reliant entre eux et dont les sommets sont les points considérés. Si l'on autorise le graphe à contenir d'autres sommets, appelés points intermédiaires, on obtient l'arbre minimal de Steiner. En général, les problèmes de transport optimal ne se restreignent toutefois pas à une minimisation de distances, mais font intervenir un « coût du transport ». Ce type de problème a été introduit par Monge dans son *Mémoire sur la théorie des déblais et des remblais*, et repris par Kantorovich⁴. Monge s'interroge sur la manière la plus efficace de déplacer une quantité de matériaux d'un endroit à un autre. Ce problème peut être formalisé mathématiquement en définissant la disposition initiale et finale des matériaux à déplacer par deux mesures μ et μ' sur un espace \mathcal{E} . La conservation de leur quantité totale se traduit par

$$\int d\mu = \int d\mu'. \quad (4.1)$$

L'acheminement des matériaux est décrit par une mesure π sur $\mathcal{E} \times \mathcal{E}$ (dont les intégrales par rapport à l'une et l'autre variable coïncident avec μ' et μ), et le coût du transport entre les points x et y par une fonction $c(x, y)$. Le problème consiste à trouver le meilleur « plan de transport » π , qui minimise le coût total

$$\int_{\mathcal{E} \times \mathcal{E}} c(x, y) d\pi(x, y). \quad (4.2)$$

Une fonction de coût simple est proportionnelle à la distance, $c(x, y) = |x - y|$. On peut toutefois envisager la possibilité que des « économies d'échelle » soient réalisées sur les plus longs trajets, et considérer par exemple une fonction de coût $c(x, y) = |x - y|^\alpha$, avec $\alpha < 1$.

Il est une autre source possible d'économies d'échelle, qui n'apparaît pas dans la formulation précédente. Dans certaines situations, il se peut en effet que le coût de transport croisse moins vite que la quantité transportée. Il peut alors être avantageux de regrouper les flux provenant de différentes sources, comme le montre la figure 4.5, avant éventuellement de les redistribuer entre différentes destinations. Ce cas de figure a été envisagé par Gilbert [38] dans le contexte des réseaux de communication⁵. On considère ici un ensemble de flux q_{ij} à acheminer entre les paires de sommets i et j d'un réseau, en associant un coût par unité de distance $f(q)$ à un flux d'intensité q . f est une fonction non décroissante satisfaisant

$$f(q) + f(r) > f(q + r) > \max\{f(q), f(r)\} \quad (4.3)$$

et $f(q) > 0$ pour tous $q, r > 0$. Le problème consiste à déterminer la répartition des flux dans le réseau qui minimise le coût total

$$\sum_e l_e f(q_e), \quad (4.4)$$

4. Le problème de Monge-Kantorovich a fait l'objet d'une abondante littérature et trouve de nombreuses applications dans différents domaines des mathématiques [121].

5. Pour une étude mathématique récente, voir [127].

où l_e est la longueur du lien e et q_e le flux qui le parcourt. Une forme particulière est $f(q) = q^\alpha$. On retrouve alors comme limites le problème de Monge-Kantorovich pour $\alpha = 1$ et les arbres minimaux pour $\alpha = 0$. Gilbert a montré que si f était concave, alors pour toute paire de points i et j , le flux q_{ij} emprunte un chemin unique entre i et j (plutôt que d'être réparti sur plusieurs chemins). Le réseau optimal peut toutefois contenir des boucles. En effet, la distance moyenne entre deux points sur un arbre croît plus vite que leur distance à vol d'oiseau, car il faut pour relier certains points proches remonter les branches de l'arbre jusqu'à un antécédent commun puis les redescendre. Une structure arborescente est donc largement sous-optimale.

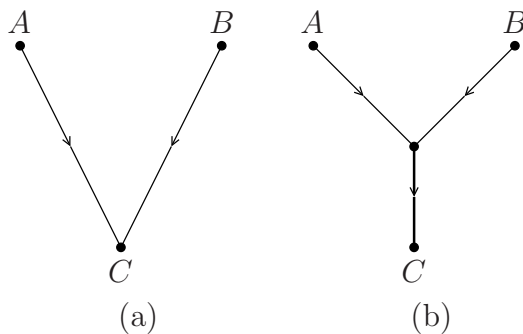


FIGURE 4.5 – Deux plans de transport (a) Le transport se fait indépendamment de A et B à C (b) Les flux se regroupent en un point intermédiaire

Nous avons indiqué en introduction que les réseaux de transport optimaux étaient généralement arborescents, et une précision s'impose donc ici. La présence de boucles dans le problème de Gilbert est liée au fait que l'on considère des flux à acheminer entre des paires de points spécifiques. Ce problème est différent de celui, envisagé par Monge, du transport d'une quantité constituée d'éléments interchangeables, où le « plan de transport » peut distribuer arbitrairement les flux entre sources et destinations. C'est dans cette dernière situation que l'on se trouve lorsque l'on s'intéresse au transport d'un fluide dans un réseau de transport biologique, ou du courant dans un réseau électrique. Dans ce cas, le « coût » que l'on essaie de minimiser est généralement le taux dissipation d'énergie dans le réseau, que l'on peut écrire

$$\sum_e \frac{l_e q_e^2}{\kappa_e}, \quad (4.5)$$

où κ_e est la conductance du lien e . Si les conductances sont quelconques, il est possible de rendre arbitrairement petite la dissipation. On introduit donc une seconde fonction de coût,

$$\sum_e l_e f(\kappa_e), \quad (4.6)$$

que l'on peut comprendre comme le coût de construction du réseau. L'optimum étudié reflète alors un compromis entre le « coût de fonctionnement » du réseau et son coût de construction. Dans son étude du système vasculaire animal, Murray [76] considère un écoulement de Poiseuille dans un ensemble de vaisseaux cylindriques pour estimer la

dissipation, et cherche la structure qui minimise celle-ci pour un volume total de sang fixé. Si r_e est le rayon du vaisseau e , on a

$$\kappa_e \sim r_e^4, \quad (4.7)$$

$$f(\kappa_e) \sim r_e^2 \sim \kappa_e^{\frac{1}{2}}. \quad (4.8)$$

La minimisation montre que le rayon de chaque vaisseau varie comme la racine cubique du flux qui le traverse. Ainsi, par conservation du flux, en chaque niveau de l'organisation hiérarchique du système vasculaire, la somme des cubes des rayons des branches est la même. Ce résultat connu sous le nom de « loi de Murray » est systématiquement vérifié expérimentalement, dans le système vasculaire mais aussi dans les voies respiratoires [104].

Il a été suggéré que le réseau vasculaire des plantes obéissait également à la loi de Murray, modifiée pour tenir compte de leurs caractéristiques spécifiques [73]. En effet, on n'a pas affaire ici à des vaisseaux simples mais à des faisceaux vasculaires composés de nombreux vaisseaux, et c'est donc la somme des cubes des sections de chacun de ces éléments qu'il faut considérer⁶. D'autre part, ce n'est pas ici le fluide qui représente un « investissement » mais le système de transport lui-même. Les conclusions restent toutefois inchangées si l'on suppose que le volume totale des parois du système vasculaire est proportionnel à celui du fluide transporté. Enfin, le flux d'eau passif dans les plantes, mû par la transpiration, n'a aucune raison de satisfaire un principe de dissipation minimale [61]. Un principe d'optimisation plus pertinent est celui d'une conductance maximale, assurant le maintien de l'état d'hydratation de la plante. Notons que si l'on suppose le flux d'eau fixé⁷, les deux critères sont équivalents.

On doit à West *et al.* [126] une application originale de l'idée de transport optimal. Ils suggèrent que le transport est le facteur limitant du métabolisme des organismes vivants, et que son analyse permet de rendre compte des lois allométriques, reliant leur rythme métabolique et leur taille, qui sont observées empiriquement. Les hypothèses restrictives qu'ils font sur la structure des réseaux considérés et leur analyse des données expérimentales ont toutefois été critiquées [27].

Les réseaux de transport biologiques ne sont pas les seuls réseaux naturels qui aient été étudiés du point de vue du transport optimal. Les bassins versants en sont un autre exemple [94]. On s'intéresse ici à l'écoulement par gravité des précipitations reçues par le bassin d'une rivière. L'écoulement est déterminé par le relief, les lignes de crête partageant des sous-bassins organisés hiérarchiquement, dont les flux se regroupent progressivement en se jetant dans des cours d'eau d'importance croissante. On distingue ainsi des cours d'eau de différents ordres, dont la hiérarchie, notamment la distribution de leurs embranchements et de leurs longueurs, obéit à différentes lois empiriques qui suggèrent une organisation auto-similaire. Ces lois ont suscité un grand intérêt pour l'étude de la dynamique des bassins versants, et il a été montré qu'un principe de dissipation minimale pouvait rendre compte de certaines de leurs propriétés. On peut s'interroger sur l'origine d'un tel principe dans ce contexte, mais il semble qu'il puisse être déduit d'un modèle

6. Un faisceau conducteur est bien moins efficace du point du transport qu'un vaisseau unique, et il faut faire appel à un principe antagoniste, par exemple la robustesse, pour rendre compte de cette structure.

7. Cette hypothèse est raisonnable s'agissant de l'optimisation du réseau vasculaire, qui représente une faible part de la résistance hydraulique totale de la plante [98].

simple de leur évolution, qui couple l'écoulement des précipitations et l'évolution du relief sous l'effet de l'érosion [8].

4.3 Structure des réseaux optimaux

Nous adopterons ici la formulation de Bohn et Magnasco [16], dont nous verrons qu'elle se généralise aisément aux cas de courants fluctuants. On considère un graphe, dont on désigne les sommets par un indice k et les liens par des paire de sommets (k, l) (figure 4.6). Chaque sommet est relié à une source de courant i_k . La conservation de la charge (ou du fluide) impose que le courant total injecté dans le réseau soit nul

$$\sum_k i_k = 0. \quad (4.9)$$

Les liens possèdent des conductances⁸ κ_{kl} et transportent des courants I_{kl} , qui vérifient d'après la loi des noeuds

$$i_k = \sum_l I_{kl}. \quad (4.10)$$

Les courants sont reliés aux potentiels u_k aux sommets par la loi d'Ohm,

$$I_{kl} = \frac{\kappa_{kl}}{d_{kl}}(u_k - u_l), \quad (4.11)$$

où d_{kl} est la longueur du lien (k, l) . On cherche à minimiser la dissipation

$$J = \sum_{k,l} \frac{d_{kl} I_{kl}^2}{\kappa_{kl}}, \quad (4.12)$$

sous la contrainte d'un coût K fixé, où K est défini par

$$K^\gamma = \sum_{k,l} d_{kl} \kappa_{kl}^\gamma. \quad (4.13)$$

On peut par exemple envisager K comme la quantité de matériaux nécessaires à la construction du réseau. Pour un réseau électrique ou des tubes poreux, la conductance de chaque lien est proportionnelle à sa section, ce qui correspond à $\gamma = 1$. Pour un écoulement de Poiseuille dans des tubes poreux d'épaisseur fixée, la conductance varie comme le rayon à la puissance quatre et $\gamma = 1/4$. Pour $\gamma < 1$, le coût de chaque branche croît moins vite que sa conductance et il est avantageux de regrouper les flux sur des conductances importantes. Pour $\gamma > 1$ au contraire, il est préférable de répartir les flux dans le réseau⁹.

La structure des réseaux obtenus dans ce problème présente une transition discontinue lorsque γ varie [7, 16]. On peut montrer que lorsque $\gamma < 1$, la dissipation admet de

8. Précisons qu'il s'agit ici de la conductance d'une unité de longueur du lien, et non de l'inverse de sa résistance.

9. On peut considérer ce cas peu réaliste d'un point de vue pratique, car il vaut alors mieux construire plusieurs liens parallèles entre deux sommets plutôt qu'un lien unique.

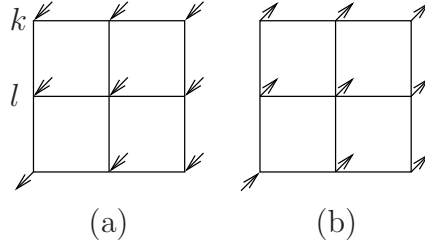


FIGURE 4.6 – (a) Un réseau comportant plusieurs sources reliées à un puits (b) Le cas équivalent d’une source et plusieurs puits, schématisant le transport dans une feuille

nombreux minima locaux correspondant à des réseaux arborescents, sans boucles, tandis que pour $\gamma > 1$, il existe un minimum unique, et tous les liens ont une conductance non nulle (figure 4.7). On considérera ici comme sur la figure 4.6 des réseaux comprenant un ensemble des sources reliées à un puits unique, ou des puits alimentés par une source unique. Durand [31] a toutefois montré que l’on obtient également une structure arborescente pour le transport entre un ensemble de sources et un ensemble de puits. On se placera ici sur un réseau fixé. Si l’on minimise au contraire la dissipation par rapport à la position de points intermédiaires [31], les jonctions satisfont une relation vectorielle analogue au modèle de force, ce qui permet d’en envisager une interprétation fonctionnelle, et donne une expression précise à l’idée intuitive que les chemins qui transportent le flux le plus important sont plus droits.

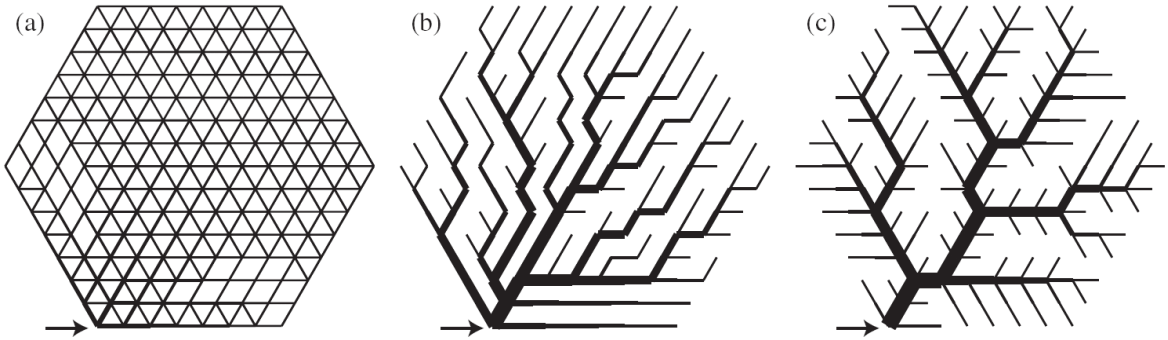


FIGURE 4.7 – Réseaux de transport optimaux issus de l’étude numérique de Bohn et Magnasco [16] (a) $\gamma = 2$ (b) et (c) $\gamma = 0,5$. Les réseaux (a) et (b) sont des minima locaux obtenus par une méthode itérative. Le réseau (c), obtenu par un algorithme de Monte Carlo, est un meilleur candidat pour représenter le minimum global.

L’analyse de Bohn et Magnasco [16] est la suivante. Pour la minimisation de la dissipation sous la contrainte d’un coût fixé, on introduit un multiplicateur de Lagrange λ et

$$\Xi = \sum_{k,l} \frac{d_{kl} I_{kl}^2}{\kappa_{kl}} - \lambda \sum_{k,l} d_{kl} \kappa_{kl}^\gamma. \quad (4.14)$$

On montre que l’on peut minimiser indépendamment cette expression par rapport à κ_{kl} et I_{kl} . Provisoirement, on ne suppose donc plus que les courants dérivent d’un potentiel.

Toutefois, on vérifie que les minima satisfont la loi des mailles, et donc dérivent d'un potentiel. La minimisation conduit à la relation suivante entre les conductances et les courants

$$\kappa_{kl} = \frac{I_{kl}^{\frac{2}{1+\gamma}}}{\left(\sum_{m,n} d_{mn} I_{mn}^{\frac{2\gamma}{1+\gamma}} \right)^{\frac{1}{\gamma}}} K. \quad (4.15)$$

Cette relation permet d'exprimer la dissipation comme une fonction des seuls courants¹⁰. Elle permet également d'obtenir des minima locaux de la dissipation par itération. A chaque pas, on calcule les courants en fonction des conductances, puis on met à jour les conductances en appliquant l'équation 4.15. Les réseaux des figures 4.7a et b ont été obtenus suivant cette procédure. Remarquons que la reconstruction d'un réseau de nervures présentée au paragraphe 4.1 correspond à ce modèle de transport optimal dans le cas particulier $\gamma = 1$.

4.4 Transport optimal et fluctuations

Au vu ce qui précède, on peut se demander si la structure des réseaux de nervures peut être décrite en termes de transport optimal. En effet, leur organisation hiérarchique suggère que le regroupement des flux y est favorable, ce qui les situerait dans le domaine $\gamma < 1$, mais ils comprennent de nombreuses boucles. Il est toutefois un aspect du transport dans les réseaux qui n'est pas envisagé dans la description que l'on vient de présenter, qui est la présence de fluctuations dans les courants qu'ils transportent. De fait, des fluctuations sont observées dans la transpiration des feuilles (figure 4.8), et il a été suggéré que la présence de boucles dans les réseaux de nervures pouvait être envisagée comme une adaptation à ces fluctuations, permettant aux flux de se redistribuer dans le réseau au gré des besoins en eau de ses différentes parties [95].

Nous nous sommes donc proposé de reprendre l'étude précédente dans le cas d'un réseau où les courants fluctuent. Pour cela, on considère désormais l'état des sources $\mathbf{i} = (i_1, \dots, i_N)$ comme une variable aléatoire caractérisée par une loi de probabilité $p(\mathbf{i})$. Le taux de dissipation dans l'état \mathbf{i} est donné par

$$J(\mathbf{i}) = \sum_{k,l} \frac{d_{kl} I_{kl}^2(\mathbf{i})}{\kappa_{kl}}, \quad (4.16)$$

où les $I_{kl}(\mathbf{i})$ sont les courants dans l'état \mathbf{i} , et on minimise la dissipation moyenne

$$\langle J \rangle = \int J(\mathbf{i}) dp(\mathbf{i}). \quad (4.17)$$

De même que dans le cas de courants constants, on introduit un multiplicateur de Lagrange λ et

$$\Xi = \langle J \rangle - \lambda \sum_{k,l} d_{kl} \kappa_{kl}^\gamma. \quad (4.18)$$

10. On peut en déduire que ce problème est équivalent à un autre problème de transport optimal, qui est la minimisation d'une expression de la forme $\sum_{(k,l)} I_{kl}^\alpha$, envisagé notamment par [7].

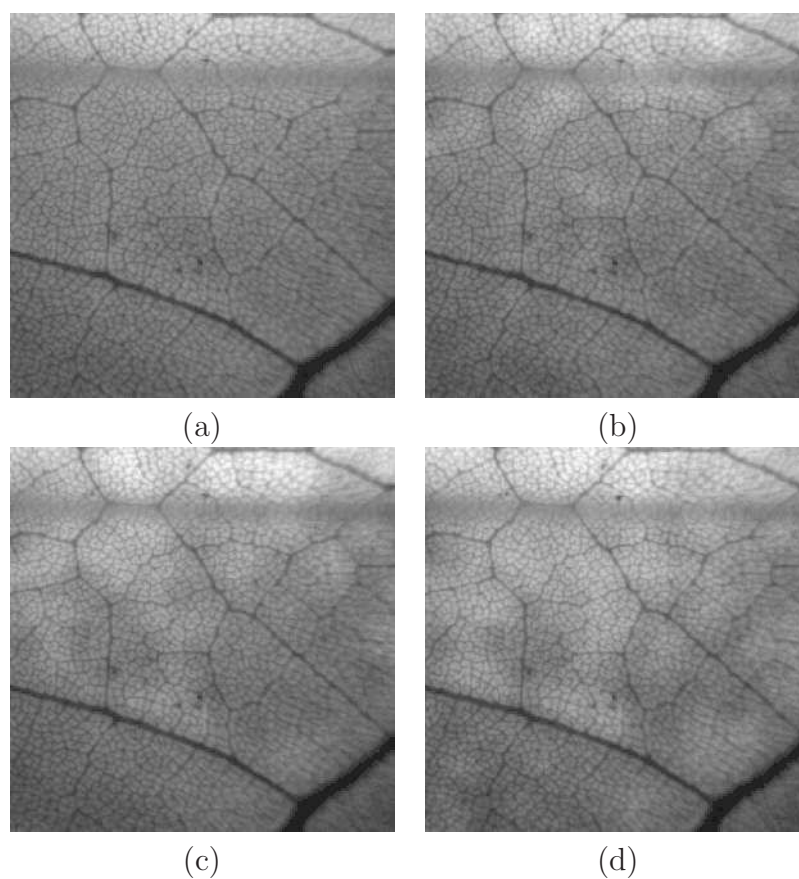


FIGURE 4.8 – Fluctuations de la transpiration d’une feuille en réponse à une diminution de l’humidité ambiante. Images de fluorescence de la chlorophylle extraites d’un film de Keith Mott [1]. Les régions plus claires correspondent à une activité photosynthétique réduite. L’intervalle entre les images successives (a-d) est d’environ une heure.

On peut toujours minimiser Ξ indépendamment par rapport à κ_{kl} et $I_{kl}(\mathbf{i})$. En effet, dans chaque état \mathbf{i} , les minima de $\langle J \rangle$ par rapport à $I_{kl}(\mathbf{i})$, qui coïncident avec les minima de $J(\mathbf{i})$ par rapport à $I_{kl}(\mathbf{i})$, dérivent d'un potentiel. La minimisation par rapport à κ_{kl} conduit à une expression analogue à 4.15 reliant les conductances et les courants quadratiques moyens¹¹,

$$\kappa_{kl} = \frac{\langle I_{kl}^2 \rangle^{\frac{1}{1+\gamma}}}{\left(\sum_{m,n} d_{mn} \langle I_{mn}^2 \rangle^{\frac{\gamma}{1+\gamma}} \right)^{\frac{1}{\gamma}}} K. \quad (4.19)$$

Comme dans le cas des flux constants, on peut utiliser cette relation itérativement pour obtenir des minima locaux de la dissipation. On part ici de conductances aléatoires. A chaque étape, les conductances étant données, les courants quadratiques moyens peuvent être exprimés en fonction des corrélations entre les sources. Les potentiels $u_k(\mathbf{i})$ satisfont

$$i_k = \sum_l \frac{\kappa_{kl}}{d_{kl}} (u_k(\mathbf{i}) - u_l(\mathbf{i})), \quad (4.20)$$

ou en notation matricielle

$$\mathbf{i} = \mathbf{C}\mathbf{u}(\mathbf{i}). \quad (4.21)$$

On obtient

$$\langle u_k u_l \rangle = R_{km} R_{ln} \langle i_m i_n \rangle, \quad (4.22)$$

où $\mathbf{R} = \mathbf{C}^{-1}$. Par ailleurs, on a d'après la loi d'Ohm (équation 4.11)

$$\langle I_{kl}^2 \rangle = \frac{\kappa_{kl}^2}{d_{kl}^2} (\langle u_k^2 \rangle + \langle u_l^2 \rangle - 2 \langle u_k u_l \rangle). \quad (4.23)$$

En combinant ces deux expressions, on obtient les $\langle I_{kl}^2 \rangle$ en fonction des $\langle i_k i_l \rangle$. Après avoir calculé les courants, on met à jour les conductances suivant l'équation 4.19.

Dans ce qui suit, on considère un réseau carré de dimensions $n \times n$ comprenant $N - 1$ sources ($2 \leq k \leq N = n^2$) et un puits ($k = 1$) situé dans l'un des coins du carré. Les sources ont une intensité moyenne unité et des fluctuations décorrélatées d'amplitude σ . Pour $2 \leq k, l \leq N$,

$$\langle i_k \rangle = 1, \quad (4.24)$$

$$\langle i_k i_l \rangle = 1 + \sigma^2 \delta_{kl}. \quad (4.25)$$

On calcule les $\langle i_k i_l \rangle$ en utilisant $\sum_k i_k = 0$. Pour des sources qui alternent aléatoirement entre un courant donné et un courant nul, $\sigma = \langle i_k \rangle = 1$.

L'étude numérique montre que la transition dans la structure des réseaux, discontinue en l'absence de fluctuations, devient continue. Si l'on retrouve pour des valeurs suffisamment faibles de γ des réseaux hiérarchiques arborescents, sans boucles (figure 4.9a), et pour $\gamma > 1$ une structure relativement homogène, où tous les liens ont une conductance non nulle (figure 4.9c), on observe dans une gamme de paramètres intermédiaire des réseaux qui sont à la fois hiérarchiques et contiennent des boucles (figure 4.9b). Comme on l'a suggéré, on peut comprendre intuitivement cette structure de la manière suivante. Dans

11. Dans ce qui suit on utilisera une valeur de K telle que la valeur moyenne de κ^γ soit égale à un. Comme le montre l'équation 4.19, K n'intervient que comme un préfacteur identique pour tous les liens.

le cas de courants fixes, une structure unique assure un transport optimal. Si les courants dans un arbre fluctuent, il en résultera des fluctuations importantes des tensions et des courants. La présence de boucles permet aux courants de se redistribuer dans le réseau, limitant les fluctuations de tension et la dissipation. On constate qu'il y a de nombreux minima locaux pour $\gamma < 1$. Pour $\gamma > 1$, on vérifie au contraire que l'algorithme converge toujours vers la même solution, ce qui suggère un minimum unique.

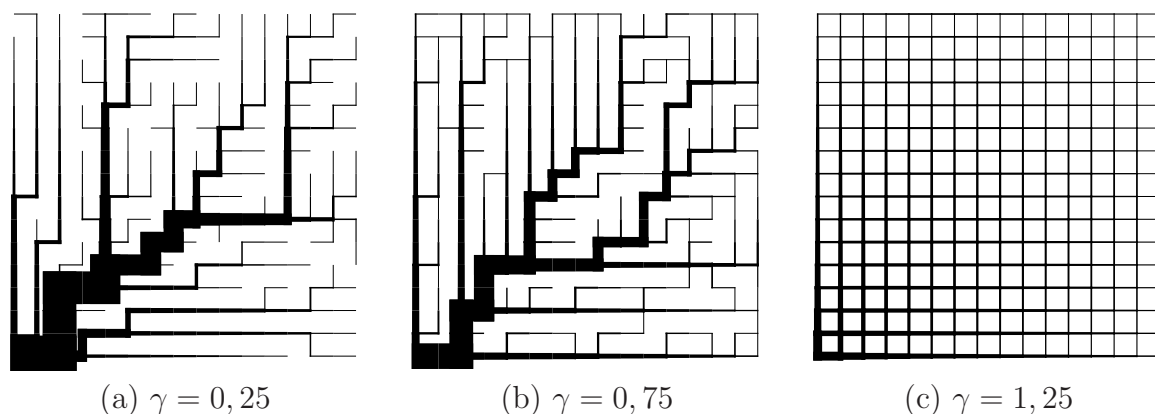


FIGURE 4.9 – Réseaux obtenus pour différentes valeurs de γ ($n = 16, \sigma = 1$). Les largeurs des segments sont proportionnelles aux racines carrées des conductances des liens. Pour des raisons de lisibilité, une échelle différente est utilisée sur chaque figure.

Pour des petites valeurs de n , on peut vérifier que les minima locaux obtenus, qui contiennent des boucles, ont bien une dissipation inférieure à une structure arborescente optimale, en construisant explicitement tous les arbres couvrant le réseau suivant la méthode décrite par Gabow et Myers [36] (figure 4.10). Toutefois, si l'on considère l'évolution de réseaux auto-organisés, le minimum global n'est jamais atteint. L'équation 4.19 permet en revanche d'envisager une adaptation locale conduisant à un minimum local de la dissipation.

Pour une analyse quantitative de la structure des réseaux obtenus, une mesure simple est le nombre de boucles dans le réseau¹², que l'on peut calculer en appliquant la formule d'Euler, qui s'écrit ici

$$\text{nombre de boucles} = 1 + \text{nombre de liens} - \text{nombre de sommets} \quad (4.26)$$

On comptabilise tous les liens dont la conductance dépasse un certain seuil¹³. Comme le montre la figure 4.11a, on vérifie que la transition discontinue est remplacée par une augmentation progressive du nombre de boucles quand γ s'approche de 1. En outre, il semble qu'il existe un seuil fini en deçà duquel les boucles disparaissent complètement. L'allure de la transition et la valeur du seuil dépendent naturellement de l'amplitude des fluctuations. Lorsque celle-ci diminue, la transition devient plus abrupte (figure 4.12).

12. On entend par boucle le chemin fermé qui entoure chacune des régions connexes délimitées par les liens de conductance non nulle.

13. Nous discutons les problèmes que pose le choix d'un tel seuil fini au paragraphe suivant.

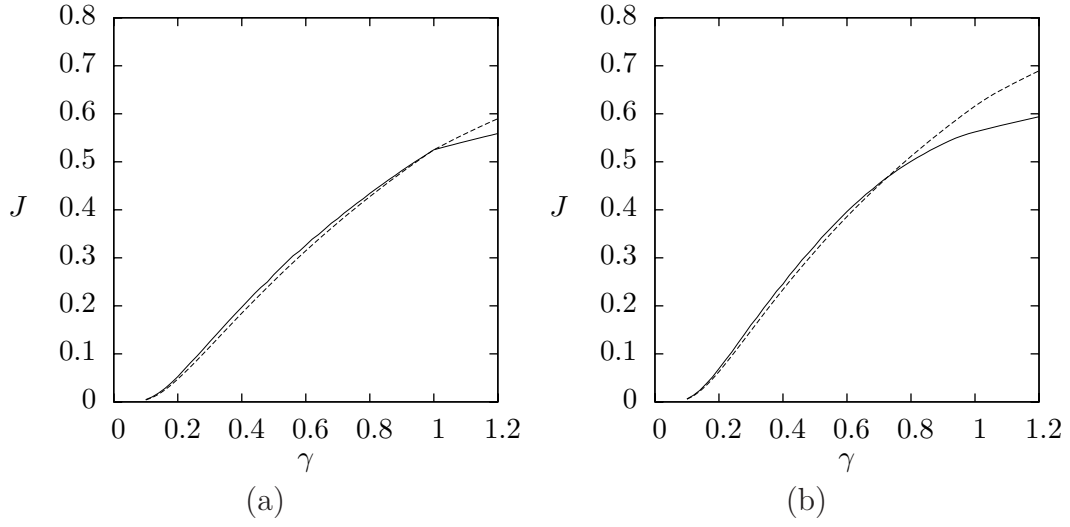


FIGURE 4.10 – Comparaison de la dissipation des minima locaux (traits pleins) et des meilleurs arbres (pointillés) pour $n = 4$ sans fluctuations (a) et avec (b)

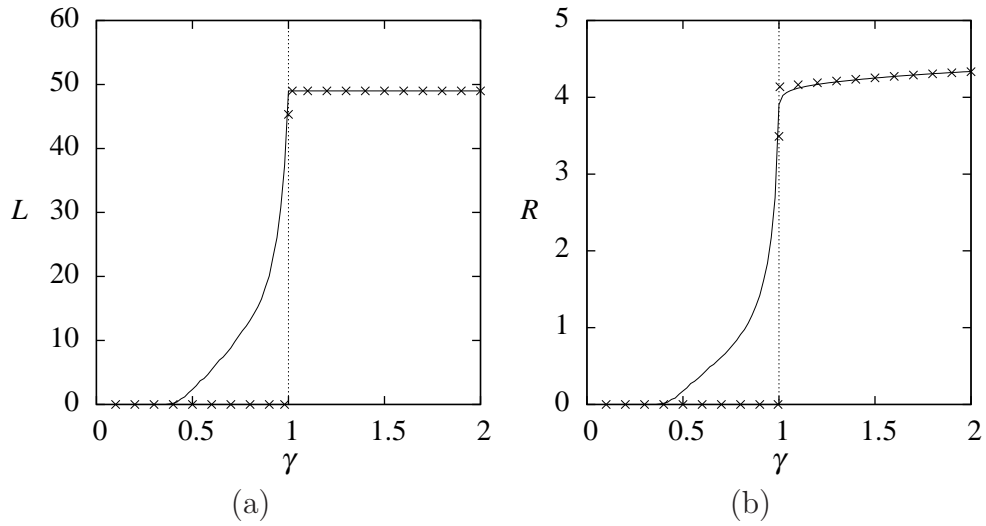


FIGURE 4.11 – Evolution de la structure du réseau en fonction de γ , sans fluctuations (croix) et avec (traits pleins) (a) Nombre de boucles (b) Redondance (voir paragraphe 4.4.1). Les valeurs présentées ici sont des moyennes sur plusieurs simulations.

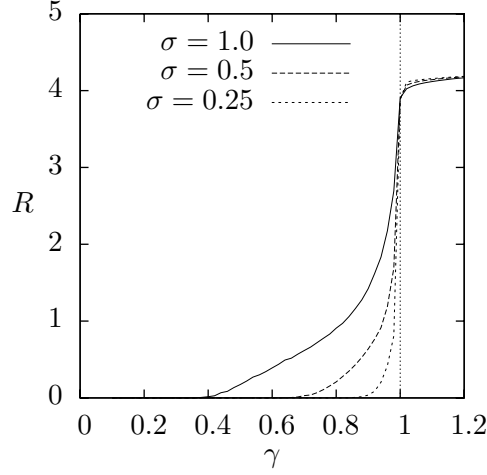


FIGURE 4.12 – Evolution de la structure du réseau (redondance R) en fonction de l'amplitude des fluctuations

4.4.1 Mesure de redondance

Nous avons utilisé dans ce qui précède le nombre de boucles comme mesure de la redondance du réseau. Elle n'en constitue toutefois qu'une mesure topologique et sa définition fait intervenir un seuil arbitraire. Ceci pose à la fois un problème théorique, puisque la conductance des liens peut devenir arbitrairement petite au voisinage du seuil, et un problème pratique, puisque le temps de convergence diverge au voisinage du seuil. On définit donc une mesure de la redondance qui tient compte des conductances des liens. Cette définition repose sur une analogie avec un ensemble de marcheurs aléatoires. L'équivalence entre des problème de conduction sur un réseau électrique et de marcheurs aléatoires est bien connue [28]. Toutefois, elle fait habituellement intervenir une matrice de transition définie en fonction des conductances des liens. On envisagera ici des probabilités de transition qui sont fonction des courants sortant de chaque sommet.

On définit dans un premier temps la redondance du réseau entre deux sommets a et b . A cette fin, on considère la distribution des courants correspondant au transport d'un courant unité injecté dans le réseau en a et extrait en b , soit

$$i_k = \delta_{ka} - \delta_{kb}. \quad (4.27)$$

On définit les probabilité de transition P_{kl} par

$$P_{kl} = \begin{cases} \frac{I_{kl}}{\sum_{I_{km} > 0} I_{km}}, & I_{kl} > 0, \\ 0, & I_{kl} \leq 0. \end{cases} \quad (4.28)$$

La probabilité d'un chemin $\mathbf{k} = (k_1, \dots, k_l)$ reliant a à b ($k_1 = a$, $k_l = b$) est donnée par

$$P(\mathbf{k}) = \prod_{1 \leq j < l} P_{k_j k_{j+1}}. \quad (4.29)$$

Dans une vision naïve du mouvement des charges dans un circuit électrique, on peut interpréter cette probabilité comme la probabilité qu'un électron emprunte le chemin

\mathbf{k} pour aller de a à b , selon la direction qu'il choisit à chaque embranchement sur son parcours. On définit la redondance r_{ab} comme l'entropie de la distribution des chemins¹⁴,

$$r_{ab} = - \sum_{\mathbf{k}} P(\mathbf{k}) \log P(\mathbf{k}). \quad (4.30)$$

La redondance r_{ab} est nulle s'il existe un unique chemin reliant a à b , égale à $\log n$ s'il existe n chemins identiques et indépendants, et peut prendre des valeurs positives quelconques en général. $e^{r_{ab}}$ peut s'interpréter comme un « nombre de chemins généralisé » entre a et b .

Le nombre de chemins entre deux points croît exponentiellement avec leur distance, ce qui rend l'évaluation directe de l'expression 4.30 impraticable, et l'on procède de la manière suivante. On considère les chemins reliant un point intermédiaire i au point b , et l'on définit de même que pour les chemins partant de a l'entropie S_i de la distribution des chemins allant de i à b (de sorte que $r_{ab} = S_a$). On montre que¹⁵

$$S_i = \sum_j P_{ij} (S_j - \log P_{ij}), \quad (4.31)$$

ce qui permet d'évaluer S_i de proche en proche.

Dans le cas envisagé ici du transport entre un ensemble de sources identiques et un puits, une mesure naturelle de la redondance du réseau est la moyenne des redondances entre chaque source et le puits :

$$R = \frac{1}{N-1} \sum_{2 \leq k \leq N} r_{kN}. \quad (4.32)$$

Dans le cas d'une distribution quelconque des courants, on pourrait envisager une généralisation sous la forme

$$R \propto \sum_{kl} \langle i_k i_l \rangle r_{kl}. \quad (4.33)$$

La figure 4.11b illustre l'évolution de la redondance en fonction de γ , qui est qualitativement analogue à celle du nombre de boucles. La redondance n'atteint toutefois pas son maximum immédiatement au-dessus du seuil. En effet, tous les liens sont alors conducteurs, mais leurs conductances ne deviennent que progressivement uniformes quand $\gamma \rightarrow +\infty$ (voir l'équation 4.19).

4.4.2 Réseau inhomogène

Comme le notent Maritan *et al.* [72] (dans le cadre d'un modèle sans fluctuations), les résultats obtenus sur un réseau régulier présentent des particularités liées au fait que tous les chemins dirigés entre un point et la base sont équivalents. Quand $\gamma = 1$, le problème est dégénéré et l'on peut répartir arbitrairement le flux provenant d'une source entre tous les chemins dirigés qui le relie à la base sans changer la dissipation. La

14. Cette somme comporte un nombre fini de termes non nuls car les courants dérivent d'un potentiel, ce qui exclut les chemins qui passent deux fois par le même point.

15. Cette expression se décompose en une entropie associée à la jonction i et une moyenne pondérée des entropies S_j des points voisins.

structure des réseaux issus de l'algorithme de minimisation dépend alors entièrement de l'état initial, et les valeurs de la densité de boucles et de la redondance obtenues (qui apparaissent sur la figure 4.11) sont sans signification. Cette dégénérescence est levée pour un réseau irrégulier ou inhomogène, et la nature de la transition de la structure du réseau quand γ varie s'en trouve modifiée, comme le montre la figure 4.13. Le réseau est ici rendu inhomogène, sans changer sa topologie, en affectant à ses liens des longueurs d_{kl} aléatoires (uniformément distribuées entre 1 et 2). En l'absence de fluctuations, la redondance augmente progressivement au-delà du seuil $\gamma = 1$ au lieu de présenter un saut discontinu. Avec des fluctuations, on observe comme sur un réseau régulier une redondance non nulle pour $\gamma < 1$, mais celle-ci sature plus lentement pour $\gamma > 1$. La géométrie hexagonale de la figure 4.7 est à mi-chemin entre un réseau carré régulier et un réseau irrégulier, car une partie seulement des chemins dirigés entre un sommet et la base y sont équivalents.

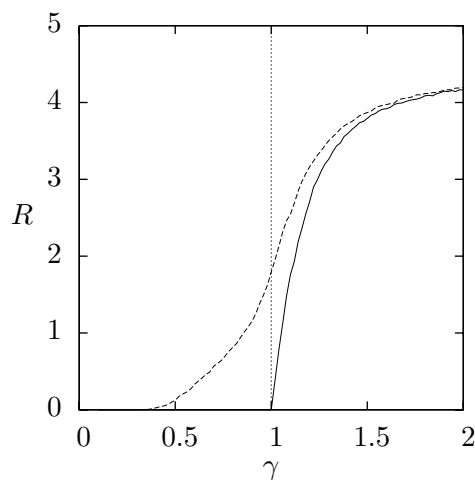


FIGURE 4.13 – Redondance d'un réseau inhomogène, sans fluctuations (traits pleins) et avec (pointillés)

4.4.3 Evolution en fonction de la taille du système

On peut se demander comment la structure du réseau évolue quand la taille du système augmente, et si elle tend vers une forme particulière pour les grands systèmes. La taille limitée des systèmes que nous avons pu étudier ne permet de donner que quelques indications sur cette évolution¹⁶. Sur la figure 4.14, on a représenté la structure du réseau pour différentes valeurs de n . Le nombre maximal de boucles est $(n - 1)^2$, et lorsque l'on trace la densité de boucles $L/(n - 1)^2$, il semble qu'elle ne varie pas de manière sensible, ce qui correspondrait à une aire des boucles indépendante de la taille du système. On peut s'attendre à ce que la redondance varie linéairement avec n , car le nombre de chemins possibles entre une source et le puits croît exponentiellement avec n . Si cette loi se vérifie à peu près, on constate en revanche que la forme de la courbe varie assez nettement.

¹⁶. Le calcul des courants fait intervenir l'inversion d'une matrice $N \times N$, qui nécessite de l'ordre de N^3 opérations.

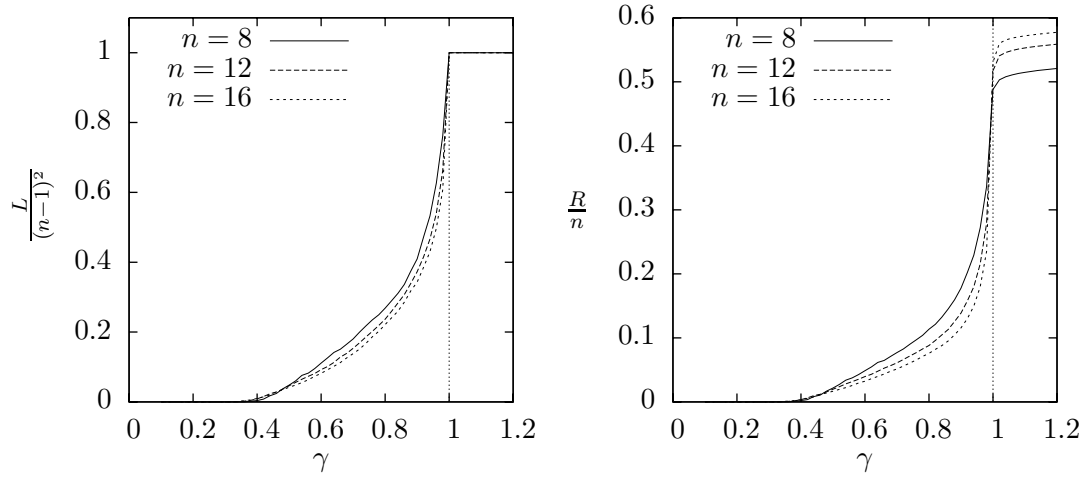


FIGURE 4.14 – Evolution de la structure du réseau en fonction de sa taille (a) Densité de boucles (b) Redondance normalisée

4.5 Etude analytique

Afin de rendre compte de la structure observée des réseaux optimaux, et, éventuellement, de donner quelques indications de leur comportement dans la limite des grandes tailles, nous avons entrepris une étude analytique. On reprend ici une approche usuelle dans l'étude des bassins versants, en l'adaptant au problème considéré et en envisageant l'effet des fluctuations.

4.5.1 Structure du réseau

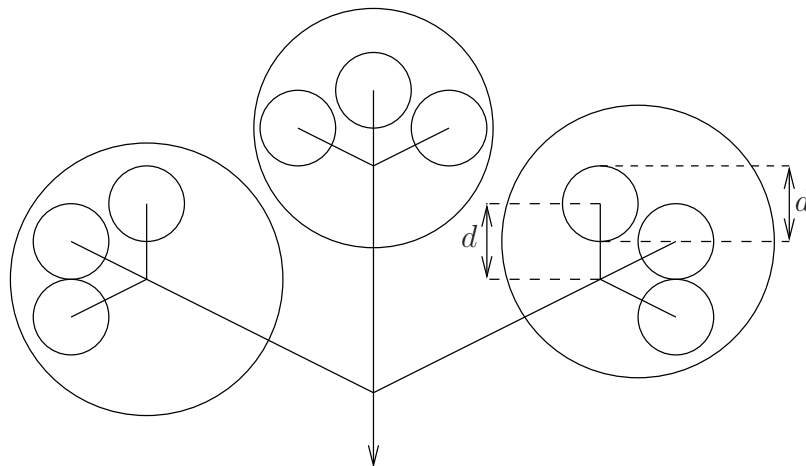


FIGURE 4.15 – Organisation hiérarchique du réseau

On peut estimer les propriétés des réseaux optimaux en supposant que leur structure hiérarchique obéit à l'organisation auto-similaire illustrée par la figure 4.15. On conjecture

que la distribution qui concentre le plus les flux correspond à une hiérarchie dont chaque niveau est composé d'un ensemble de bassins de taille d , et de surface d^2 , dont le nombre varie donc comme d^{-2} . Le flux de chaque bassin vers le niveau supérieur, d'ordre d^2 , emprunte un chemin de longueur d'ordre d . Les courants sont alors distribués dans le réseau suivant la loi

$$p(i) \sim i^{-\frac{3}{2}}. \quad (4.34)$$

4.5.2 Une construction explicite

On peut obtenir un résultat plus précis, et une majoration de la dissipation minimale en construisant de manière explicite un réseau qui présente la structure hiérarchique que nous venons de décrire (figure 4.16). Cette construction s'apparente à celle du bassin de Peano [34] dans une géométrie différente (figure 4.17).

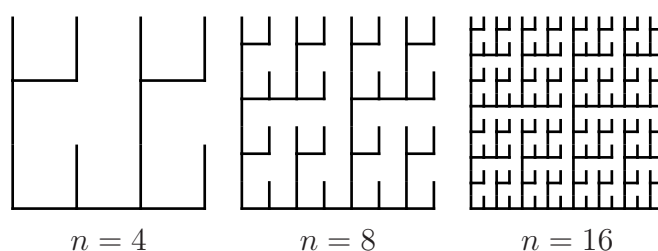


FIGURE 4.16 – Construction explicite d'un réseau hiérarchique

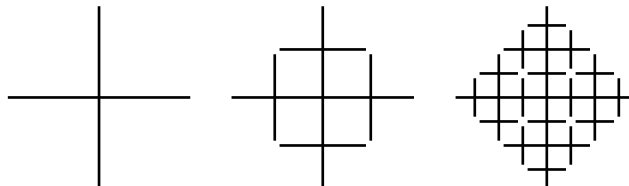


FIGURE 4.17 – Réseau de Peano après une, deux et trois itérations

On peut calculer explicitement la distribution des flux circulant en chacun des sommets. Nous ne rentrerons pas dans le détail de ce calcul¹⁷. On trouve, en accord avec l'analyse dimensionnelle précédente, que la distribution des courants satisfait

$$p(i) \simeq \frac{n^2}{2} i^{-\frac{3}{2}}. \quad (4.35)$$

Ceci permet d'estimer la dissipation dans le réseau. A l'issue d'un calcul sans difficulté, on obtient

$$J = 2^{-1/\gamma} n^2 \left(\frac{\gamma + 1}{3\gamma - 1} \left[n^{\frac{3\gamma-1}{\gamma+1}} - 1 \right] \right)^{1+1/\gamma}. \quad (4.36)$$

17. Le calcul repose sur l'observation suivante, constatée empiriquement et que l'on peut démontrer par récurrence. En chaque point du réseau, le nombre de sommets situés en amont, qui détermine le courant qui arrive en ce point, présente en notation binaire soit tous ses chiffres de rang impair nuls, soit tous ses chiffres de rang pair nuls.

Cette formule concerne des sources constantes. On peut obtenir une formule analogue (plus compliquée) pour des sources fluctuantes. Lorsque $\gamma < 1/3$, la contribution des branches principales à la dissipation est dominante, et celle-ci varie comme n^2 . Lorsque $\gamma > 1/3$, c'est la contribution des branches fines qui domine et la dissipation varie comme $n^{5-1/\gamma}$.

La figure 4.18 montre que les propriétés de transport dans cette construction sont très proches de celles des réseaux obtenus par minimisation, ce qui suggère qu'elle pourrait servir de base à une étude plus approfondie. On pourrait notamment envisager une estimation analytique du seuil d'apparition des boucles. Nous indiquerons une démarche possible, qui pourrait faire l'objet d'une étude ultérieure. Partant d'un réseau arborescent, on estimerait la variation de la dissipation associée à l'ajout d'un lien formant une boucle. Resterait alors à calculer la conductance optimale du nouveau lien en fonction de la variation de la fonction Ξ (qui traduit le compromis entre la réduction de la dissipation et l'accroissement du coût du réseau). Le seuil correspondrait à la valeur de γ pour laquelle cette variation peut être négative.

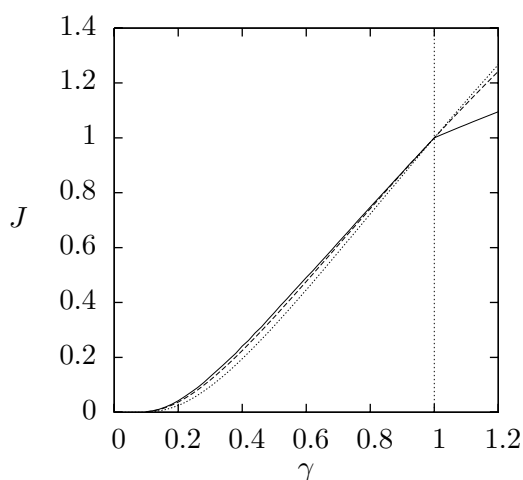


FIGURE 4.18 – Dissipation dans les réseaux obtenus par minimisation (trait plein) et le réseau de la figure 4.16 (tirets) pour $n = 8$ et sans fluctuations. Les pointillés correspondent à l'expression analytique 4.36.

4.6 Discussion

Les précipitations reçues par les bassins versants présentent de toute évidence des fluctuations temporelles, qui sont souvent prises en compte dans leur modélisation, et l'on peut se demander pourquoi elles ne changent pas dans ce cas la structure du réseau, qui ne comporte pas de boucles [72]. On peut suggérer l'explication suivante. Dans les bassins versants, le flux se fait toujours dans le sens de la pente, et les précipitations reçues par chaque sous-bassin, si leur intensité varie, s'écoulent toujours par le même chemin. A court terme, l'écoulement a donc une structure fixe, déterminée par les lignes de crête du relief. Cette structure, qui est toujours arborescente, évolue à long terme au gré du déplacement des lignes de crête. Dans notre modèle, au contraire, la direction de

l'écoulement dans chaque branche est susceptible de fluctuer. Si l'écoulement moyen, qui dérive du champ de pression moyen, présente une structure arborescente, un flux alterné important peut circuler dans certaines boucles du réseau. L'optimisation ou l'adaptation se traduisent alors par des boucles de conductance importante.

Maritan *et al.* [72] notent que la structure des réseaux ne doit pas être affectée par des fluctuations décorréelées car leur effet s'annule en moyenne aux grandes échelles. De fait, les boucles observées dans les simulations que nous avons réalisées avec des fluctuations décorréelées comprennent toujours des branches fines (voir la figure 4.9). Pour avoir des effets sensibles à grande échelle, il faut que les fluctuations présentent des corrélations à longue portée. Tel est le cas des fluctuations observées dans les feuilles, qui présentent des corrélations en loi de puissance [85, 74]¹⁸. En s'appuyant sur ces résultats, une comparaison quantitative de la structure des réseaux de nervures et de celle que prédirait notre modèle serait envisageable. Sans aller jusque là, nous avons repris notre tentative de reconstruction du réseau de nervures de la figure 4.2 avec des fluctuations dont les corrélations obéissent à la loi de puissance observée dans les feuilles. La structure obtenue est, qualitativement, bien plus proche de celle du réseau d'origine, puisqu'on y observe des reconnections de chemins de forte conductance (figure 4.19). Une structure auto-similaire est observée dans les arbres de transport optimaux et l'on peut se demander ce qu'il en est pour les réseaux réticulés obtenus avec des fluctuations. Dans le cas de corrélations en loi de puissance, le problème présente une invariance d'échelle qui suggère qu'ils pourraient eux aussi présenter une telle structure.

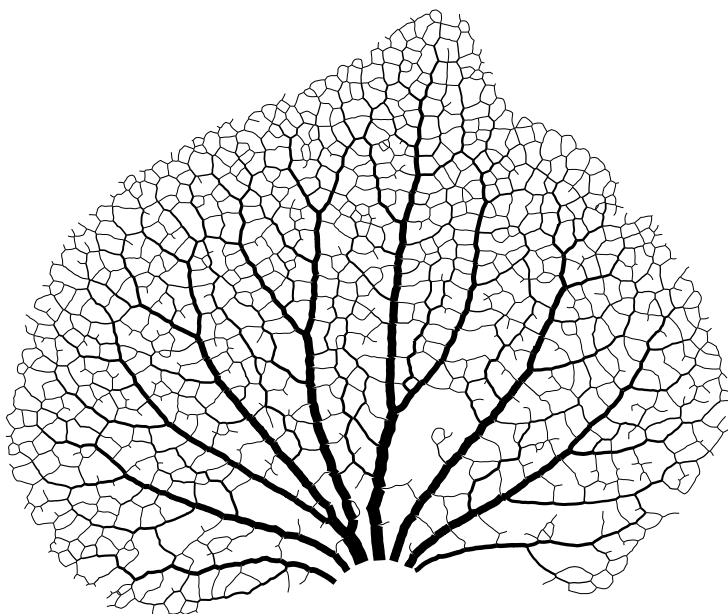


FIGURE 4.19 – Reconstruction de la hiérarchie des nervures avec des fluctuations corrélées

18. Ceci a conduit Peak *et al.* [85] à proposer une analogie entre les fluctuations dans les feuilles et des modèles d'automates cellulaires, et l'hypothèse qu'elles permettent à la feuille d'atteindre un nouveau point de fonctionnement optimal quand les conditions extérieures changent. Un modèle du comportement des stomates qui pourrait justifier cette analogie est décrit par Haefner *et al.* [44].

On n'a considéré ici que des réseaux fixes, et une extension naturelle de cette étude serait la prise en compte de la croissance¹⁹. Nous avons fait quelques essais en combinant une optimisation des propriétés de transport avec le « modèle simplifié » de croissance et de réorganisation du chapitre 3. On obtient alors des réseaux hiérarchiques avec des boucles, dont la structure locale obéit au modèle de force. Toutefois, à ce stade, ces résultats n'ajoutent pas grand chose à ceux des deux modèles pris séparément. Une autre perspective serait l'étude de l'évolution d'un réseau de transport optimal lorsque la forme du domaine qu'il irrigue change. La croissance des feuilles est en général inhomogène et, chez certaines espèces, leur forme change de manière sensible au cours de leur développement. On peut ainsi s'attendre à ce que la structure du réseau optimal dans une feuille jeune et allongée soit différente de celle prédite pour la même feuille mature devenue plus large, ce qui permettrait d'envisager une vérification par l'observation de changements qualitatifs. Ceci nous amène à suggérer un avantage possible d'une structure réticulée. En effet, si l'on considère un réseau arborescent, sa structure est prisonnière d'un minimum local de la dissipation et ne peut se réorganiser au cours du temps²⁰. Dans un réseau réticulé, au contraire, l'écoulement est susceptible de se redistribuer au cours de l'évolution, conduisant à une réorganisation du réseau (la figure 4.20 en donne une illustration sommaire). La redondance conférerait ainsi au réseau une certaine plasticité. On pourrait ici faire un parallèle avec l'idée que l'évolution des structures biologiques (réseaux génétiques, protéines, ...) est facilitée par telle ou telle organisation de leur architecture (voir par exemple [55]).

19. Il convient de citer ici le modèle proposé par Xia [128], où la croissance d'une feuille se fait préférentiellement aux endroits les mieux irrigués par les nervures. Ce modèle suppose une croissance marginale (par les bords), là où la plupart des espèces présentent une croissance diffuse, mais il offre une perspective intéressante sur le lien entre la forme des feuilles et la disposition de leurs nervures.

20. La structure de l'écoulement est donc également figée, et si le domaine a une croissance uniforme (mais éventuellement anisotrope, par exemple une feuille allongée qui s'élargit de manière uniforme), la fraction de la surface totale alimentée par chaque branche est constante, et les conductances des branches évolueront toutes au même rythme.

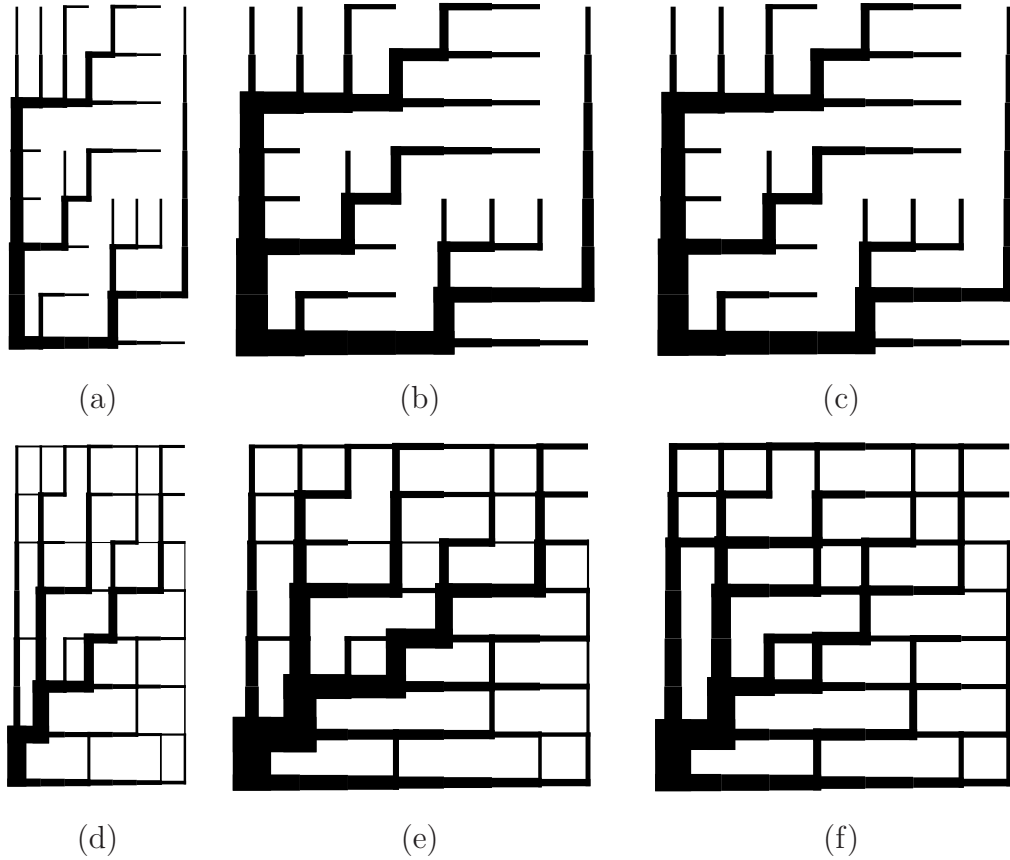


FIGURE 4.20 – Evolution du réseau optimal dans un domaine dont la forme change (a-c) Sans fluctuations (d-f) Avec fluctuations (a) et (d) Réseaux figurant une feuille jeune et allongée, où les nervures longitudinales dominent (b) et (e) Les mêmes réseaux dont les proportions ont été modifiées sans les optimiser de nouveau (c) La structure du réseau arborescent obtenu sans fluctuations est figée et ne change pas après une nouvelle optimisation (f) Dans le cas du réseau réticulé obtenu avec des fluctuations, l'optimisation modifie la structure du réseau.

Chapitre 5

Géométrie des cellules végétales

On s'est intéressé jusqu'ici à des mécanismes agissant à l'échelle tissulaire, y compris quand on en a donné comme au chapitre 3 une description cellulaire. Toutefois, la forme des cellules elle-même porte la marque des forces auxquelles elles sont soumises, et son observation peut fournir de précieuses indications sur les mécanismes de leur croissance. L'occasion d'une telle étude nous a été donnée par une série d'expériences réalisées par Olivier Hamant et Jan Traas (Laboratoire RDP, ENS Lyon). Nous nous sommes notamment intéressés à l'évolution de cellules qui, suite à un traitement chimique, continuent de croître sans se diviser, vers une géométrie analogue à celle des mousses liquides. La comparaison entre les tissus végétaux et les mousses n'est pas nouvelle, mais il semble qu'elle permette ici de déceler un mécanisme de la régulation de la croissance des plantes.

5.1 Observations expérimentales

Les observations auxquelles nous nous sommes intéressé ne concernaient qu'une partie de expériences réalisées par Olivier Hamant et Jan Traas, qui reposaient notamment sur l'observation des microtubules au cours de la croissance. Nous avons déjà évoqué les liens entre l'orientation des microtubules et celle des fibrilles de cellulose dans les parois, qui déterminent largement leurs propriétés mécaniques et sont notamment susceptibles de leur conférer une réponse anisotrope. Les expériences indiquent en retour que les contraintes mécaniques déterminent l'orientation des microtubules¹, ce qui suggère une boucle de rétroaction qui contribuerait à briser la symétrie de l'apex et à stabiliser la forme des organes qui s'y développent [47]. Afin d'illustrer l'importance des microtubules, certaines plantes ont été traitées à l'oryzaline, une substance qui les dépolymérise. Ce sont les résultats de ces expériences que nous discuterons ici. Afin de faciliter les observations ultérieures², toutes les plantes étaient initialement traitées au NPA, un inhibiteur du transport de l'auxine, qui empêche la formation des primordia (figure 5.1a). Ce traitement était interrompu avant l'application d'oryzaline afin de permettre à l'organogenèse de reprendre (figure 5.1b). Dans les plantes traitées à l'oryzaline, les organes développent une forme globulaire (figure 5.2), ce qui confirme le rôle des microtubules dans l'établissement d'une croissance anisotrope. Les microtubules sont impliqués dans la

1. L'orientation des microtubules semble coïncider avec la direction principale des contraintes correspondant à la plus grande tension.

2. Le méristème d'une plante non traitée est caché par les primordia et les feuilles récemment formées.

division cellulaire et les cellules des plantes traitées cessent de se diviser. Elles continuent toutefois de croître à un rythme normal. En particulier, la croissance est plus rapide dans les primordia que dans le méristème. Dans la tige, alors qu'on s'éloigne des zones de croissance, l'effet de l'oryzaline est moins marqué (voir la figure 5.1c, qui montre une plante traitée simultanément au NPA et à l'oryzaline). L'observation à laquelle on s'intéresse ici, notée par Steffen Bohn et Yves Couder dans leur analyse de ces expériences, est que la géométrie des cellules devient progressivement analogue à celle des bulles d'une mousse liquide (comparer les figures 5.3b et 5.4). Cette analogie est rendue plus quantitative par la mesure des angles que forment entre elles les parois cellulaires à leurs jonctions. En effet, une caractéristique des mousses liquides est que les angles entre les films liquides sont de 120° [122]. Les mesures portent ici sur les cellules situées à la surface de la plante, et plus précisément sur leurs parois perpendiculaires à la surface (qui sont les parois visibles sur les vues en coupe de la figure 5.3). Ces cellules se divisent toujours dans un plan perpendiculaire à la surface (divisions anticlines) et forment une couche bien délimitée, appelée couche L1, clairement visible sur les figures 5.1a et b, et que l'on peut décrire approximativement comme un tissu bidimensionnel. Comme le montre la figure 5.5, les angles entre parois convergent progressivement vers 120° . La moyenne des angles est toujours de 120° (puisque la somme des trois angles est de 360° à chaque jonction), et l'écart quadratique moyen, qui est de $23,0^\circ$ au début du traitement ($t = 0$), décroît pour atteindre $17,5^\circ$ après 23h, $10,6^\circ$ après 46h, et $8,6^\circ$ à l'issue de l'expérience ($t = 72$ h). Comme dans une mousse, il n'est pas possible de satisfaire la condition d'angles égaux à 120° avec des parois rectilignes (sauf dans le cas particulier de cellules toutes hexagonales). On observe ainsi que les cellules qui ont plus de six côtés ont des parois concaves, tandis que les cellules qui ont moins de six côtés ont des parois convexes (voir par exemple les cellules 1 et 2 sur la figure 5.3).

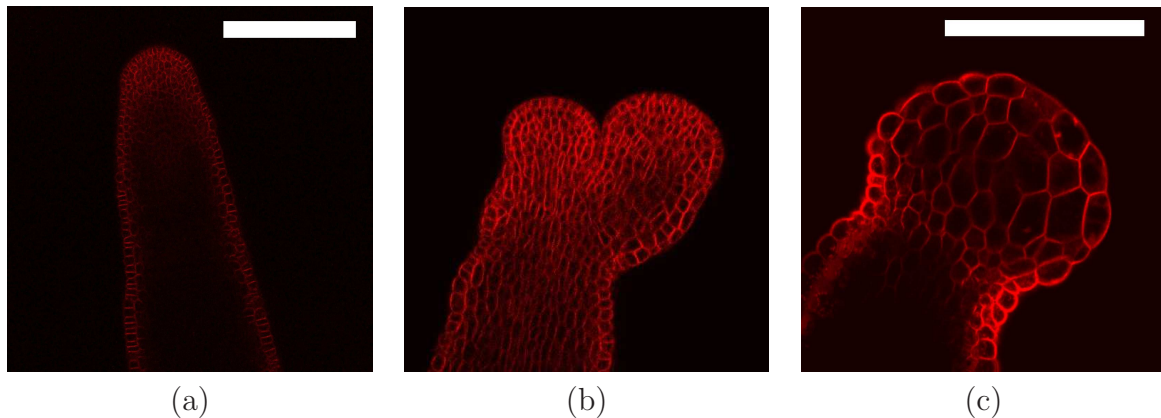


FIGURE 5.1 – (a) Apex nu d'une plante traitée au NPA (b) Reprise de l'organogenèse après arrêt du traitement au NPA (c) Apex 72h après traitement à l'oryzaline (a,b) Images O. Hamant (c) Image extraite de la référence [41]. Les barres d'échelle correspondent à $100\mu\text{m}$.

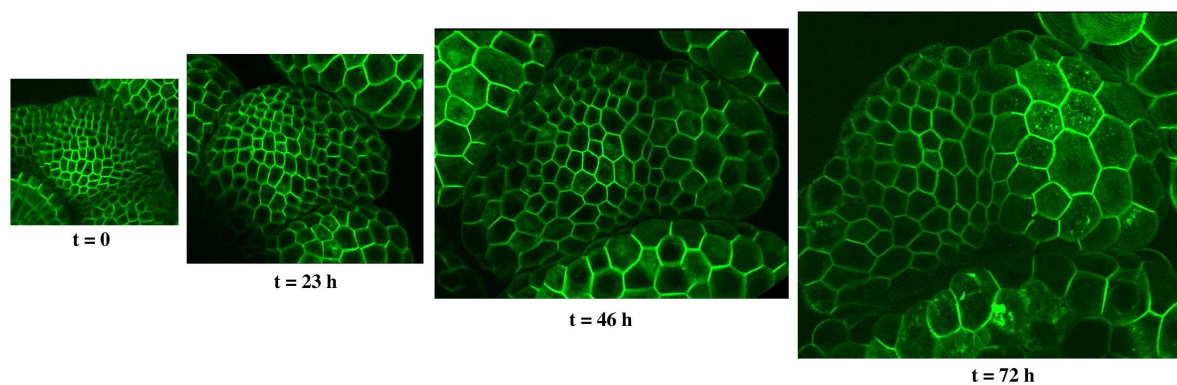


FIGURE 5.2 – Evolution de l’apex d’une plante après traitement à l’oryzaline (images O. Hamant). Toutes les images sont à la même échelle.

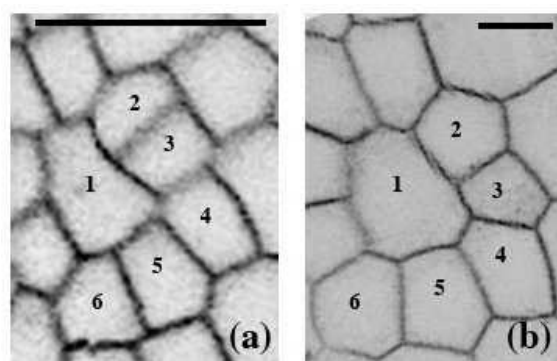


FIGURE 5.3 – Vues en coupe dans un plan parallèle à l’épiderme (a) $t=0$ (b) $t=72h$. Les barres d’échelle correspondent à $10\mu m$. Les numéros désignent les mêmes cellules sur les deux images.

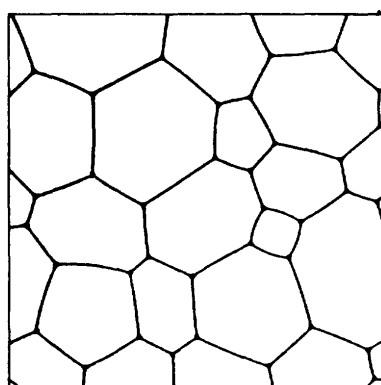


FIGURE 5.4 – Observation expérimentale d’une mousse bidimensionnelle [40]

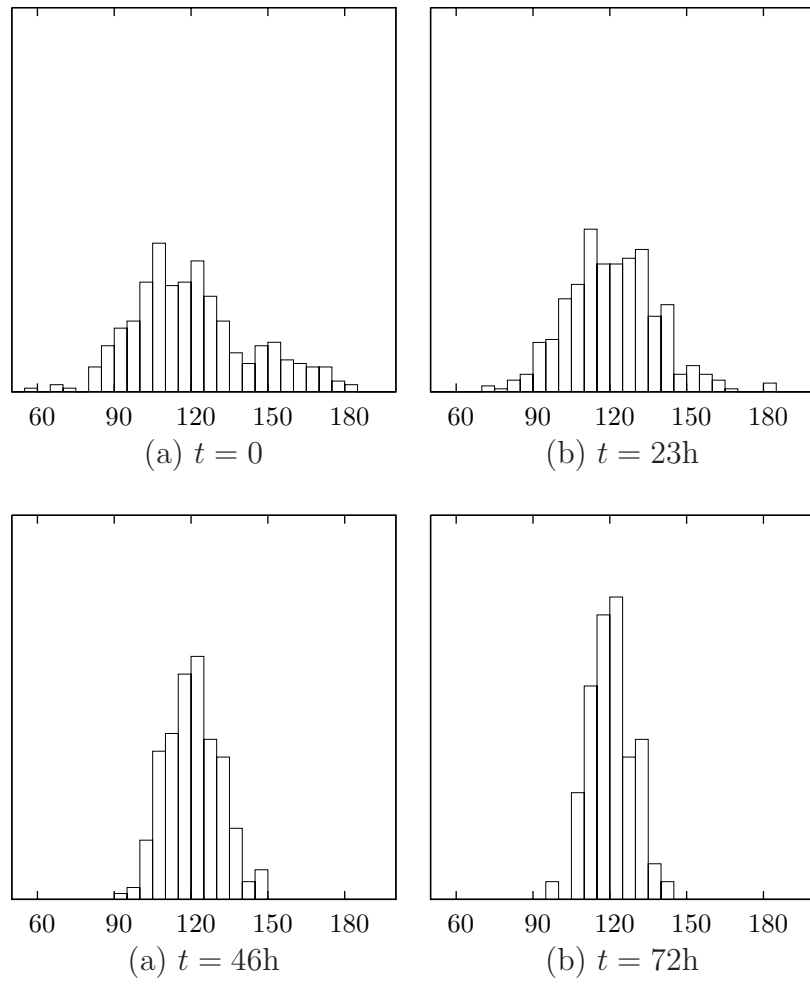


FIGURE 5.5 – Evolution de la distribution des angles entre parois

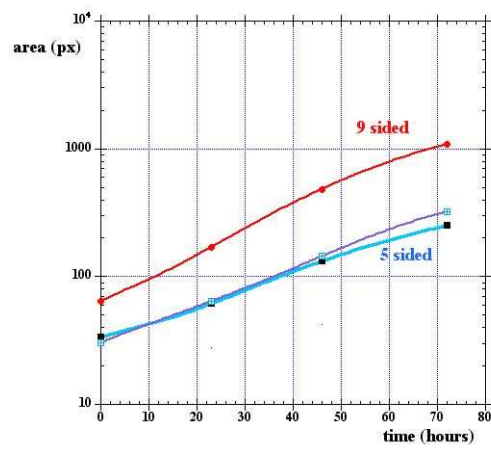


FIGURE 5.6 – Evolution de la surface des cellules

5.2 Tissus et mousses

L'analogie entre la forme des cellules, animales ou végétales, et les mousses est aussi ancienne que leur observation microscopique, puisque Hooke [49] comparait les structures qu'il avait observées dans la tige creuse des plumes à des bulles, et utilisait le terme « *froth* » pour décrire la texture du liège. Thompson [117] consacre de longues pages à cette analogie, qu'il s'agisse de la description de cellules individuelles ou de leurs « agrégats ». La géométrie des cellules y est interprétée en termes d'une tendance à minimiser leur aire et à former des empilements optimaux. Dans le même esprit, de nombreux travaux expérimentaux se sont attachés à la comparer aux géométries idéales que sont, à deux dimensions, un pavage hexagonal, et, à trois dimensions, les polyèdres à quatorze faces décrits par Kelvin [118], longtemps supposés réaliser une partition de l'espace par des parois d'aire minimale³, et à comprendre comment une telle structure pouvait se maintenir au fil des divisions cellulaires. Avec la reconnaissance de ce que les cellules réelles ne correspondent que rarement à ces figures idéales, l'intérêt s'est déplacé vers une description statistique de leurs propriétés, étude qui s'est inscrite dans le contexte de l'étude des propriétés générales des structures cellulaires [124, 112]. Ainsi, certaines lois empiriques observées dans les structures cellulaires, comme la loi d'Aboav [5], ont été vérifiées dans les cellules végétales [75]. Réciproquement, la loi linéaire reliant en moyenne l'aire des cellules et leur nombre de côtés découverte par Lewis [66] dans l'épiderme du concombre est à peu près vérifiée dans différents systèmes physiques [112]. Toutefois, par leur généralité même, ces lois ne disent rien des mécanismes spécifiques à chacun de ces systèmes, et représentent plutôt les propriétés typiques d'une structure désordonnée⁴. Dans le même ordre d'idées, le modèle de prolifération des cellules épithéliales proposé par Gibson *et al.* [37], où la distribution des nombres de côtés est obtenue comme état stationnaire d'une équation d'évolution construite à partir d'arguments topologiques simples, sans paramètres ajustables, décrit bien les observations chez différentes espèces animales, mais aussi les données de Lewis sur le concombre [77], et nous avons pu vérifier qu'il en était de même des résultats de nos simulations (figure 5.7)⁵.

5.3 Croissance sans divisions

Comme on l'a vu au chapitre 1, le comportement mécanique des membranes des cellules animales justifie la comparaison avec les bulles. En ce qui concerne les cellules végétales, dotées de parois rigides, cette comparaison mérite une explication. Qualitativement, l'évolution de la géométrie des cellules dans un tissu végétal est la suivante. Lorsqu'une cellule se divise, la nouvelle paroi est à peu près perpendiculaire aux parois

3. Les polyèdres de Kelvin ont récemment été détrônés par une structure composée de polyèdres à douze et quatorze faces, décrite par Weaire et Phelan [123].

4. Pour donner un sens plus précis à cette idée, on peut comparer les propriétés des structures cellulaires à celles des pavages de Voronoï aléatoires. De la même manière, les bassins versants évoqués au chapitre 4 peuvent être comparés aux réseaux aléatoires. Shreve [105] a montré que ceux-ci partageaient avec eux certaines propriétés statistiques, dont il est donc vain de vouloir donner une interprétation physique.

5. Dans certaines situations, on observe au contraire des réarrangements actifs des cellules épithéliales, qui conduisent à des structures ordonnées, où les hexagones dominent [20].

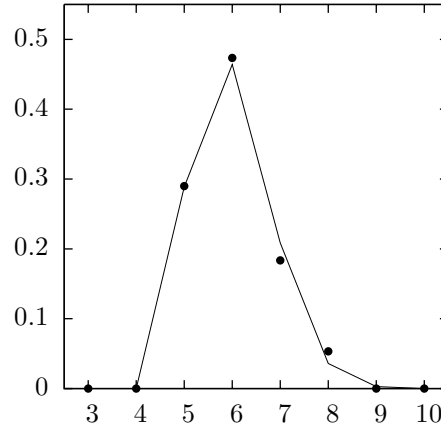


FIGURE 5.7 – Distribution des nombres de côtés. Les points correspondent aux simulations, la courbe au modèle de Gibson *et al.* [37].

de la cellule-mère (voir les cellules 2 et 3 sur la figure 5.3a⁶). Les angles évoluent progressivement par la suite, et se rapprochent de 120° dans les jonctions formées depuis un certain temps (voir les extrémités de la paroi commune aux cellules 4 et 5). Dans un tissu en prolifération, on observe ainsi une distribution étalée. En l’absence de divisions, au contraire, la distribution se resserre autour de 120° .

Il reste à comprendre l’origine de la courbure des parois. On suppose ici qu’elle est due à des différences de pression⁷. Afin d’examiner cette hypothèse, nous avons repris le modèle de prolifération cellulaire décrit au chapitre 3 en le modifiant pour incorporer des parois courbées. Les parois sont à présent décrites comme des tiges flexibles dont on néglige la rigidité en flexion (ce que justifie leur faible épaisseur, de l’ordre du dixième de micron, quand la taille des cellules est de l’ordre de la dizaine de microns). Sous cette hypothèse, à deux dimensions, chaque paroi présente une courbure uniforme κ_i , reliée à la différence de pression δP entre les cellules qu’elle sépare et à la tension T_i qu’elle supporte par l’analogie de la loi de Laplace

$$\kappa_i = \frac{\delta P}{T_i}. \quad (5.1)$$

En plus des positions des jonctions entre parois, il suffit donc d’une variable supplémentaire par paroi pour décrire la géométrie du système⁸. Dans le cas le plus simple, on suppose comme précédemment la pression de turgescence uniforme, et l’on peut reprendre à l’identique l’expression de l’énergie donnée par l’équation 3.11,

$$E = \sum_{i \in \text{parois}} \frac{\mu h}{2} \left(\frac{l_i}{l_i^0} - 1 \right)^2 - \sum_{j \in \text{cellules}} P S_j. \quad (5.2)$$

6. Comme l’illustre cet exemple, on peut utiliser la géométrie des cellules pour reconstruire les lignées cellulaires.

7. Nous verrons que ce n’est pas la seule hypothèse possible.

8. Plutôt que la courbure, on a utilisé en pratique l’angle $\alpha_i = l_i \kappa_i$ entre les tangentes aux deux extrémités de la paroi. Les longueurs des parois et les surfaces des cellules s’expriment plus directement en fonction de cette variable.

Pour déterminer l'état d'équilibre instantané du système, on minimise cette énergie par rapport aux positions des jonctions et aux courbures des parois. La figure 5.8 illustre la croissance d'un tissu avec des bords libres et qui se divise normalement⁹. Les seules différences de pression sont entre l'intérieur et l'extérieur du tissu, et les seules courbes sont les parois situées à la périphérie du tissu.

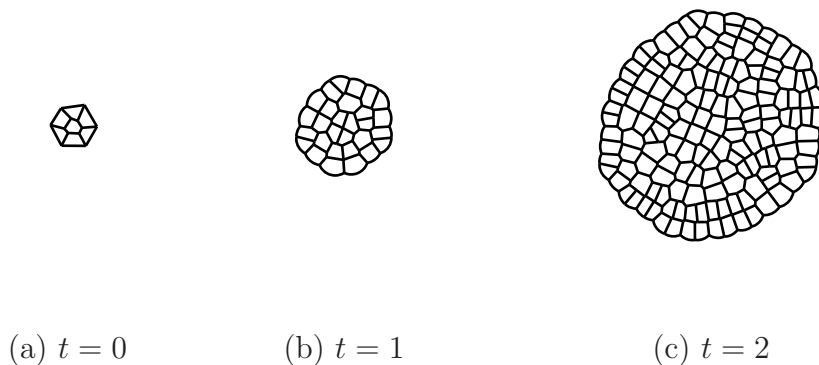


FIGURE 5.8 – Simulation de la croissance d'un tissu avec une pression de turgescence uniforme

Dans ce qui suit, afin de reproduire la situation expérimentale, on laisse croissance et divisions se poursuivre jusqu'à obtenir un certain nombre de cellules, puis on interrompt les divisions, et la croissance seule se poursuit. On considère ici des conditions aux bords périodiques. Au chapitre 3, on avait pu supposer la croissance globale du système uniforme quand on utilisait des conditions aux bords périodiques. Rien n'assure que c'est le cas ici, puisque la structure du tissu, notamment la taille moyenne des cellules, évolue. On calcule donc explicitement l'évolution des dimensions de la cellule élémentaire (d'une période) du tissu, en incluant ces dimensions dans les variables par rapport auxquelles on minimise l'énergie à chaque pas de temps.

De fait, si on laisse se poursuivre la croissance sans divisions (figure 5.9), le taux de croissance augmente rapidement, et la taille du système diverge (figure 5.10). On peut comprendre ce résultat par une analyse dimensionnelle. Si S est la surface typique des cellules, la tension dans les parois est d'ordre $PS^{1/2}$. Si le comportement des parois ne change pas, le taux de croissance est proportionnel à la tension, de sorte que si la pression reste constante, $\dot{S} \sim S^{3/2}$, et la surface diverge en un temps fini T comme $(T - t)^{-2}$. Les angles se rapprochent de 120° , mais puisque les cellules restent polygonales, il ne peuvent converger vers cette limite¹⁰. L'écart quadratique moyen décroît de $26,0^\circ$ à $17,0^\circ$ au temps¹¹ $t = 1$.

Au vu de ces résultats, on conclut que la pression de turgescence n'est ni uniforme ni constante. Les courbures observées dans les expériences suggèrent que la pression

9. On a utilisé ici la règle de division cellulaire définie par l'équation 3.14 (voir le paragraphe 3.2.2).

10. La somme des angles internes dans chaque cellule est fixée, et l'évolution des angles correspond juste à une redistribution.

11. On interrompt la simulation quand l'augmentation de la taille moyenne des cellules devient comparable à la valeur atteinte dans les expériences.

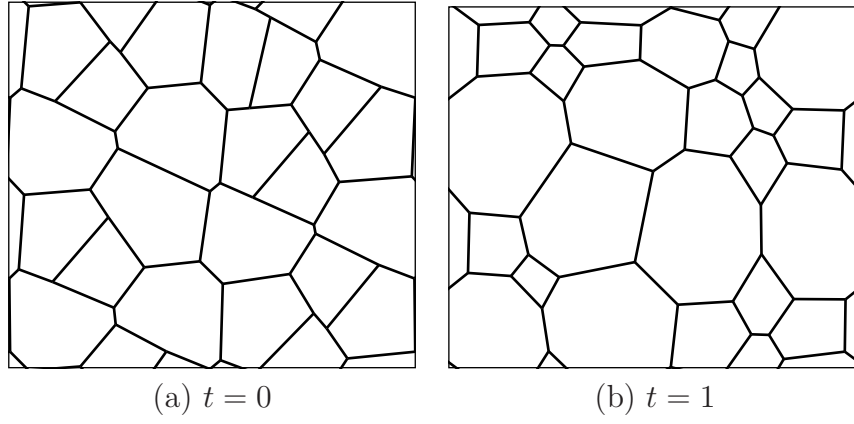


FIGURE 5.9 – Simulation de la croissance avec une pression de turgescence uniforme

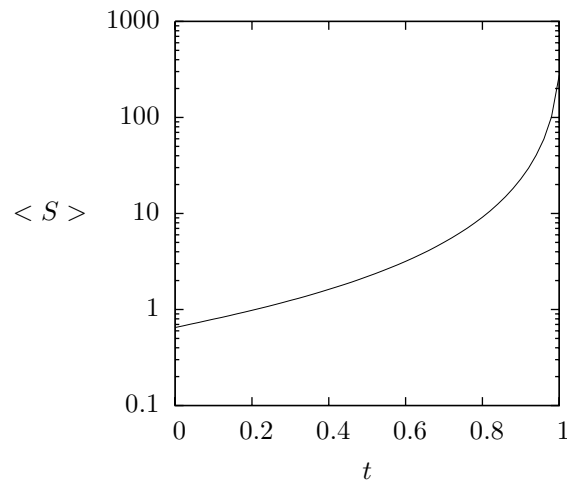


FIGURE 5.10 – Evolution de la surface des cellules dans les simulations avec une pression de turgescence uniforme

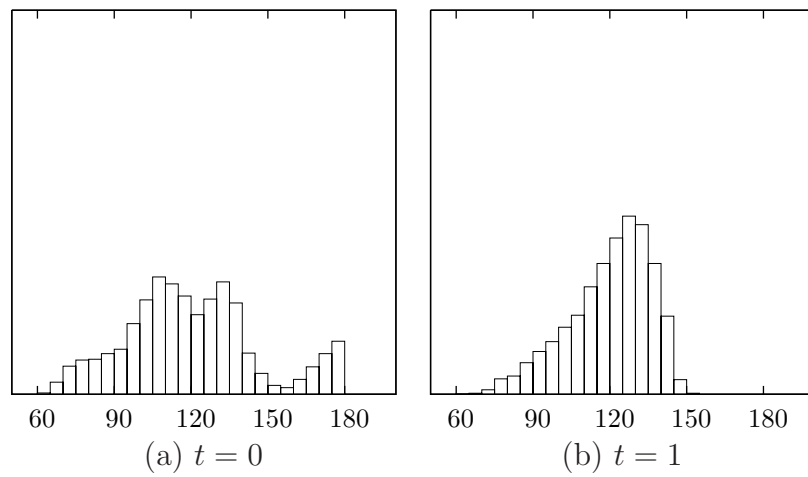


FIGURE 5.11 – Evolution des angles dans les simulations avec une pression de turgescence uniforme

de turgescence varie d'une cellule à l'autre, et qu'elle est corrélée négativement avec leur taille. On suppose pour commencer que la pression de turgescence est directement fonction de la surface des cellules (on suggérera plus loin un mécanisme indirect pouvant entraîner une telle corrélation). Plus précisément, une cellule de surface S tend à ajuster sa pression de turgescence à la valeur $P(S)$ en modifiant son contenu osmotique. En supposant toujours un potentiel hydrique uniforme, on peut identifier la pression du turgescence et la pression osmotique, de sorte que

$$P_i = \frac{n_i}{S_i}, \quad (5.3)$$

où n_i est la quantité de solutés dans la cellule i ¹². La cellule atteint donc sa pression cible lorsque $n_i = P(S_i)S_i$. Pour tenir compte du fait que la régulation de la turgescence est plus lente que l'équilibrage du potentiel hydrique, mais plus rapide que la croissance¹³, on suppose que la quantité de soluté évolue suivant

$$\frac{dn_i}{dt} = \frac{P(S_i)S_i - n_i}{\tau}, \quad (5.4)$$

où l'on utilise la valeur numérique $\tau = 0,1$. En négligeant les variations de la quantité de soluté dans chaque cellule à l'échelle du temps d'équilibrage du potentiel hydrique, on détermine l'état d'équilibre poroélastique instantané du système en minimisant

$$E = \sum_{i \in \text{parois}} \frac{\mu h}{2} \left(\frac{l_i}{l_i^0} - 1 \right)^2 - \sum_{j \in \text{cellules}} n_j \log S_j. \quad (5.5)$$

En ce qui concerne la relation entre la taille des cellules et leur pression de turgescence, le taux de croissance relativement uniforme observé dans les expériences (figure 5.6) suggère que l'ordre de grandeur des tensions ne change pas au cours de la croissance. On pose donc

$$P(S) = \frac{S^{-1/2}}{\nu h}, \quad (5.6)$$

et l'équation 5.4 prend la forme

$$\frac{dn}{dt} = \frac{1}{\tau} \left(\frac{S^{1/2}}{\nu h} - n \right). \quad (5.7)$$

Comme le montre la figure 5.12, des différences de pression s'établissent progressivement entre les cellules qui ont le moins de côtés, qui sont en général aussi les plus petites, et les cellules qui ont un plus grand nombre de côtés. Les parois des premières deviennent convexes, tandis que celles des secondes deviennent concaves, et les angles entre parois se rapprochent progressivement de 120° (figure 5.14). L'écart quadratique moyen décroît de $24,2^\circ$ à $9,6^\circ$ au temps $t = 2$. On vérifie que la croissance du tissu dans son ensemble se poursuit à un rythme constant (figure 5.13). De même que dans le cas d'une pression de turgescence uniforme, les cellules qui ont le moins de côtés croissent initialement moins

12. On choisit des unités telle que la constante de proportionnalité soit un.

13. Des ordres de grandeur des temps caractéristiques de ces trois processus sont 10 minutes, 1 heure et 10 heures [87].

vite, mais la croissance s'uniformise peu à peu sous l'effet des différences de pression et la forme des cellules devient stationnaire. On observe en outre que, comme dans les expériences (voir par exemple les cellules 2 et 3 sur la figure 5.3), les cellules deviennent moins allongées¹⁴.

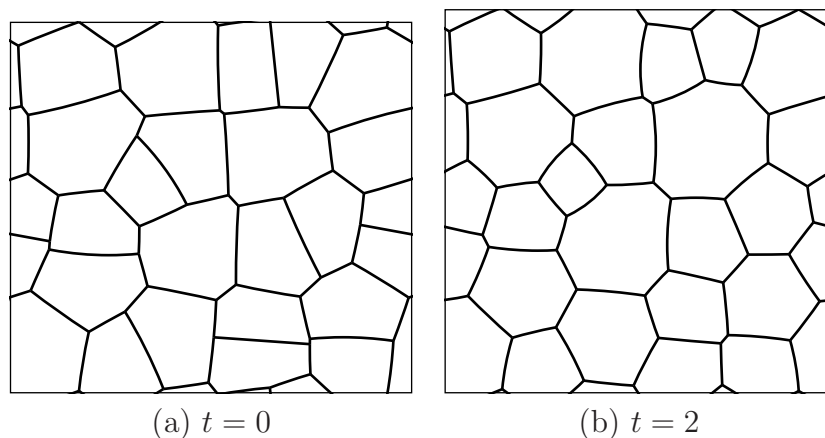


FIGURE 5.12 – Simulation de la croissance avec une pression de turgescence corrélée négativement à la taille des cellules

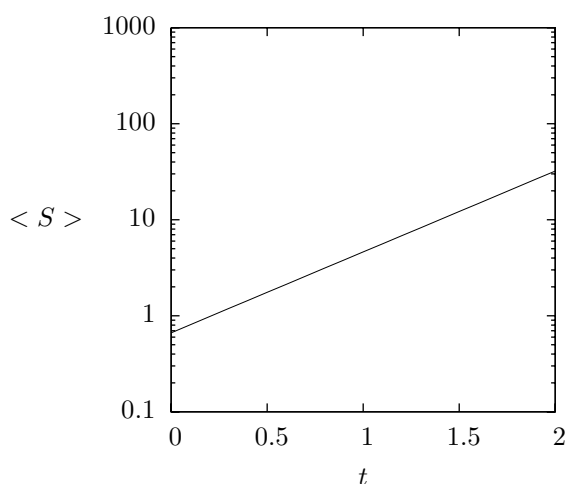


FIGURE 5.13 – Evolution de la surface des cellules dans les simulations avec une pression de turgescence corrélée à la taille des cellules

Dans les mousses, les différences de pression qui donnent leur courbure aux parois liquides peuvent s'établir parce que la quantité de gaz contenue dans chaque bulle est fixée¹⁵. L'eau peut au contraire circuler librement dans les tissus végétaux, et l'établissement de différences de pression suppose une variation de la pression osmotique. Les

14. En moyenne, les parois d'une cellule allongée subissent des tensions moins fortes dans la direction longitudinale, que ce soit sous l'effet de sa propre pression de turgescence ou des tensions transmises par ses voisines.

15. Ceci n'est vrai qu'à court terme. A long terme, les différences de pression entraînent une diffusion du gaz, et la structure de la mousse évolue.

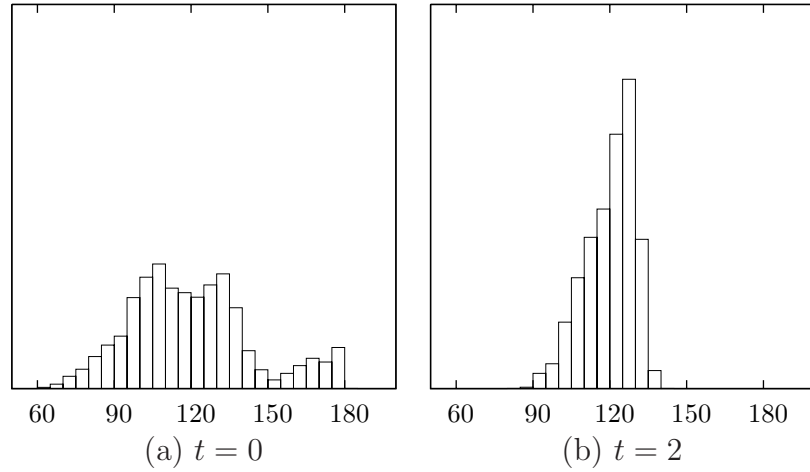


FIGURE 5.14 – Evolution des angles dans les simulations avec une pression de turgescence corrélée à la taille des cellules

angles de 120° dans les mousses traduisent l'équilibre de tensions capillaires égales, et de même l'évolution des angles dans les plantes implique que les tensions dans les parois deviennent égales. On en conclut que l'état mécanique du tissu végétal est équivalent à celui d'une mousse, à ceci près qu'il ne s'agit pas d'un équilibre statique mais d'un état stationnaire lié à la croissance, qui s'accompagne d'un flux permanent d'eau et d'une extension continue des parois¹⁶.

On a considéré ici un tissu bidimensionnel, mais l'extension à trois dimensions serait immédiate. La tension dans les parois d'une cellule de volume V est d'ordre $T \sim PV^{1/3}$, et on retrouve un rythme de croissance constant si $P \sim V^{-1/3} \sim L^{-1}$, où L est une dimension linéaire de la cellule. Une étude détaillée serait nécessaire pour le vérifier, mais les vues en coupe, comme la figure 5.1b, suggèrent que la géométrie des cellules de l'apex dans son ensemble correspond effectivement à celle d'une mousse tridimensionnelle.

Une différence essentielle entre notre modèle et un tissu tridimensionnel est que les courbures y sont indissociables de différences de pression. Dans ce dernier, au contraire, comme l'a noté Korn [58], les parois cellulaires peuvent se courber sans différences de pression, par un effet purement mécanique illustré par la figure 5.15. Si l'on suppose toujours négligeable leur rigidité de flexion, leur équilibre mécanique impose toutefois alors que leur courbure moyenne en tout point soit nulle, et donc leurs courbures principales de signes opposés. Il devrait donc être possible d'exclure cette hypothèse par l'observation de la forme tridimensionnelle des cellules des tissus internes. A défaut d'avoir pu s'en assurer, ou, mieux encore, d'avoir pu mesurer les pressions dans les cellules, on peut citer à l'appui de l'hypothèse de l'existence de différences de pression entre les cellules l'observation (qualitative) suivante. Si les tensions dans les parois sont uniformes, comme l'indiquent les angles qu'elles forment entre elles, la loi de Laplace permet d'estimer leurs pressions en fonction de leur courbure. Sur les vues en coupe comme la figure 5.1b, il semble en effet que les cellules plus petites présentent une courbure plus importante,

16. Précisons qu'il n'est pas nécessaire que le comportement des parois soit linéaire pour qu'un tel état stationnaire puisse être observé, seulement qu'il soit uniforme, et que cet état stationnaire peut se muer en un état d'équilibre si la croissance s'interrompt.

indice d'une pression plus élevée.

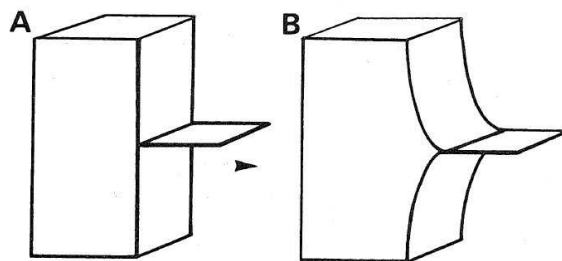


FIGURE 5.15 – La déformation localisée des parois d'un cellule induite par une paroi adjacente peut produire des parois courbes sans différences de pression (Lloyd [69], d'après Korn [58])

Enfin, si l'on vérifiait l'existence de ces différences de pression, il se pourrait qu'elles aient d'autres causes qu'une régulation active par les cellules. On pourrait en effet envisager que, lorsque la taille des cellules devient anormalement grande, la croissance soit limitée par le flux d'eau, ou que la turgescence baisse faute de solutés. Toutefois, l'aspect uniforme du tissu, qui ne présente pas de gradient manifeste suivant la distance à la tige par où il est alimenté en eau et en solutés, et les tensions apparemment uniformes suggèrent un état d'homéostasie plutôt que des cellules éloignées de leur point d'équilibre.

En admettant que c'est les cellules sont proches d'un état homéostatique, il resterait à comprendre comment les cellules perçoivent leur taille et régulent leur pression de turgescence. Un mécanisme rendu plausible par l'observation de canaux ioniques mécano-sensibles [129] dans les cellules végétales serait qu'elles ajustent leur pression pour maintenir une tension fixée dans leurs parois. Une telle régulation expliquerait également le rythme de croissance relativement constant des cellules quand leur taille augmente. Nous avons repris nos simulations en supposant que la quantité de soluté dans chaque cellule évoluait suivant l'équation

$$\frac{dn_i}{dt} = \frac{S}{\tau}(T^* - \langle T_i \rangle), \quad (5.8)$$

où $\langle T_i \rangle$ est la tension moyenne dans les parois de la cellule i et T^* une tension homéostatique, et vérifié que les résultats obtenus étaient qualitativement équivalents à ceux obtenus avec l'équation 5.4.

En conclusion, on voit que ces expériences, en isolant l'effet de la croissance de celui des divisions dans l'évolution des tissus végétaux, nous ont permis d'observer les indices d'un mécanisme de régulation de la croissance par l'ajustement de la pression de turgescence. On peut conjecturer que ce mécanisme est également à l'oeuvre dans les plantes non traitées¹⁷, et proposer l'hypothèse qu'il garantit aux tissus végétaux une croissance relativement uniforme malgré leur nature intrinsèquement désordonnée, fournissant un substrat homogène à des mécanismes morphogénétiques agissant à une échelle supracellulaire. Une telle hypothèse s'inscrirait naturellement dans une perspective organismique sur le développement végétal¹⁸.

17. Il semble que des courbures transitoires soient effectivement observées dans les parois de cellules non traitées.

18. Comme on l'a évoqué au chapitre 1, les principaux arguments en faveur d'une telle perspective

5.4 Cellules en prolifération

Un résultat inattendu de nos simulations a été l'observation de pics marqués dans la distribution des angles dans un tissu dont les cellules se divisent normalement (figure 5.11a). Si l'on revient sur les courbes expérimentales, on y décèle la même structure (figure 5.5a). Ainsi, ce que l'on aurait pu prendre pour un bruit de mesure correspond peut-être à une structure significative. A l'examen des images expérimentales et de simulation, on peut suggérer que cette structure a l'origine suivante, illustrée par la figure 5.16. Si, lorsque deux cellules adjacentes se divisent, leurs plans de division sont à peu près alignés, une paroi courte sépare leurs intersections avec la paroi commune des deux cellules (a). On peut s'attendre à ce que l'orientation de cette paroi change rapidement sous l'effet des tensions des nouvelles parois (b). Si les deux intersections sont au contraire assez distantes (c), il faudra des déplacements bien plus importants pour obtenir le même changement d'orientation (d), qui se fera donc plus lentement. Dans le premier cas, l'orientation des autres parois sera peu modifiée. Si les nouvelles parois sont plus ou moins perpendiculaires à l'ancienne, les angles seront alors voisins de 90° et de $(360-90)/2=135^\circ$. Ils évolueront ensuite vers 120° , mais beaucoup plus lentement, puisqu'il faudra pour cela que la paroi s'allonge. Les pics observés expérimentalement et numériquement correspondent à des valeurs intermédiaires entre ces extrêmes théoriques et 120° .

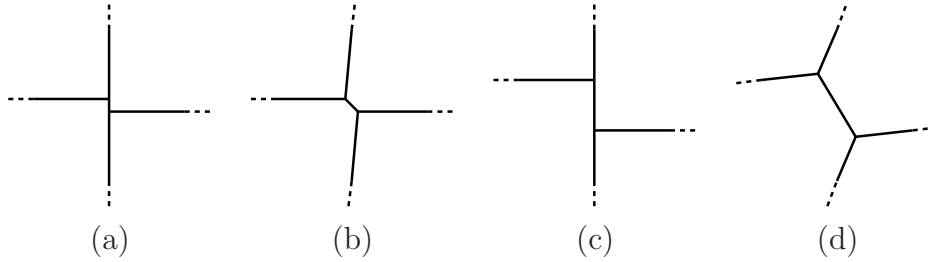


FIGURE 5.16 – Evolution de la géométrie des jonctions dans différentes configurations

Afin de vérifier cette hypothèse dans les simulations, on a étudié la distribution des angles entre parois en fonction de la longueur de la paroi opposée (figure 5.17), et l'évolution de ces distributions en fonction de l'« âge » des jonctions (figure 5.18). Dans les jonctions nouvellement formées, les angles sont voisins de 90° ou de 180° . Dans ce dernier cas, on peut clairement suivre l'évolution temporelle des jonctions. La longueur de la paroi augmente peu à peu, tandis que l'angle décroît. Cette branche du diagramme disparaît quand les parois sont partagées par une nouvelle division cellulaire. L'angle n'est pas modifié par ces divisions et on retrouve ces jonctions vers le point de coordonnées $l \simeq 0,5$ et $\alpha \simeq 140^\circ$. Comme on le supposait, l'évolution des jonctions est plus lente quand l est petit. On distingue une branche diagonale dans le diagramme de la figure 5.17, mais la densité est concentrée vers $l = 0$ et $\alpha = 90^\circ$. On pourrait de même donner une interprétation géométrique des autres branches du diagramme, et décrire

reposent d'ailleurs sur la capacité des plantes à poursuivre un développement à peu près normal malgré des altérations significatives de la taille de leurs cellules ou de leurs divisions.

ainsi l'évolution des différentes jonctions qui concourent à la distribution stationnaire des angles, constamment alimentée par les nouvelles divisions.

Une telle description de la géométrie des jonctions entre parois dans les tissus végétaux peut paraître anecdotique, mais au-delà des observations que l'on a souhaité expliquer ici, une approche analogue pourrait servir de base à une description du couplage entre l'évolution d'une cellule et celle de son voisinage immédiat, dont les relations entre forme des cellules et plans de division sont un élément, et qui pourrait constituer un maillon d'une description statistique du tissu.

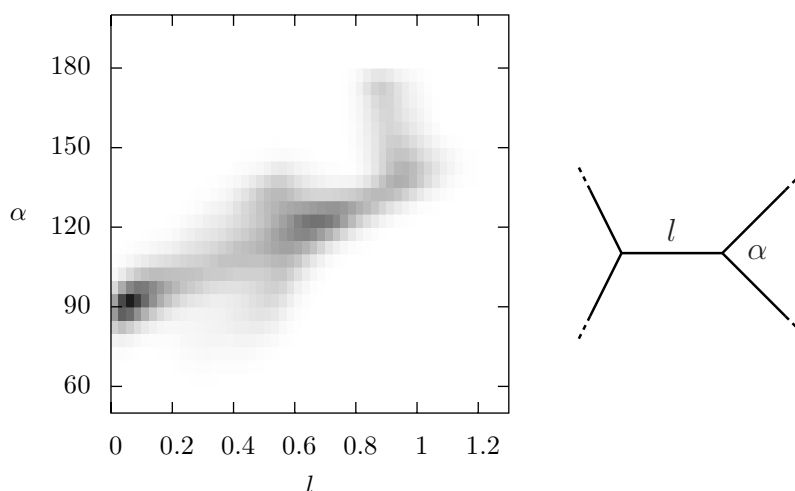


FIGURE 5.17 – Distribution de la géométrie des jonctions entre parois. On mesure pour chaque paire de parois l'angle α qu'elle forment et la longueur l de la paroi opposée.

5.5 Tensions tissulaires et identité de la couche L1

Les expériences décrites au paragraphe 5.1 permettent également d'observer les tensions tissulaires (voir chapitre 1). En effet, si l'on revient sur les plantes non traitées (figures 5.1a et b), on constate que les parois des cellules de l'épiderme sont peu bombées, et la frontière entre la couche L1 et les cellules plus profondes relativement plate. D'après la discussion qui précède, on peut y voir une manifestation des tensions supportées par les parois de ces cellules, qui sont plus importantes que les forces correspondant à leur seule pression de turgescence. Dans les plantes traitées à l'oryzaline, les cellules de l'épiderme sont bombées et la structure en couches distinctes disparaît. Pour clore ce chapitre sur une note spéculative, on peut se demander jusqu'à quel point les tensions tissulaires déterminent la structure en couches de la plante. Comme le montre la figure 5.19, ces tensions peuvent notamment expliquer l'aspect bien délimité de la couche L1, mais aussi la prédominance des divisions anticlines. Dans ces simulations, les cellules L1 continuent à croître dans la direction radiale et, tôt ou tard, se divisent parallèlement à la surface (division périclines), mais ceci tient peut-être à la différence entre les objets tridimensionnels que sont les parois cellulaires et les tiges par lesquelles on les a représentées. En effet, l'extension des parois cellulaires, dont le matériau est peu compressible, dans un plan parallèle à l'épiderme, est susceptible de s'accompagner d'une contraction dans le

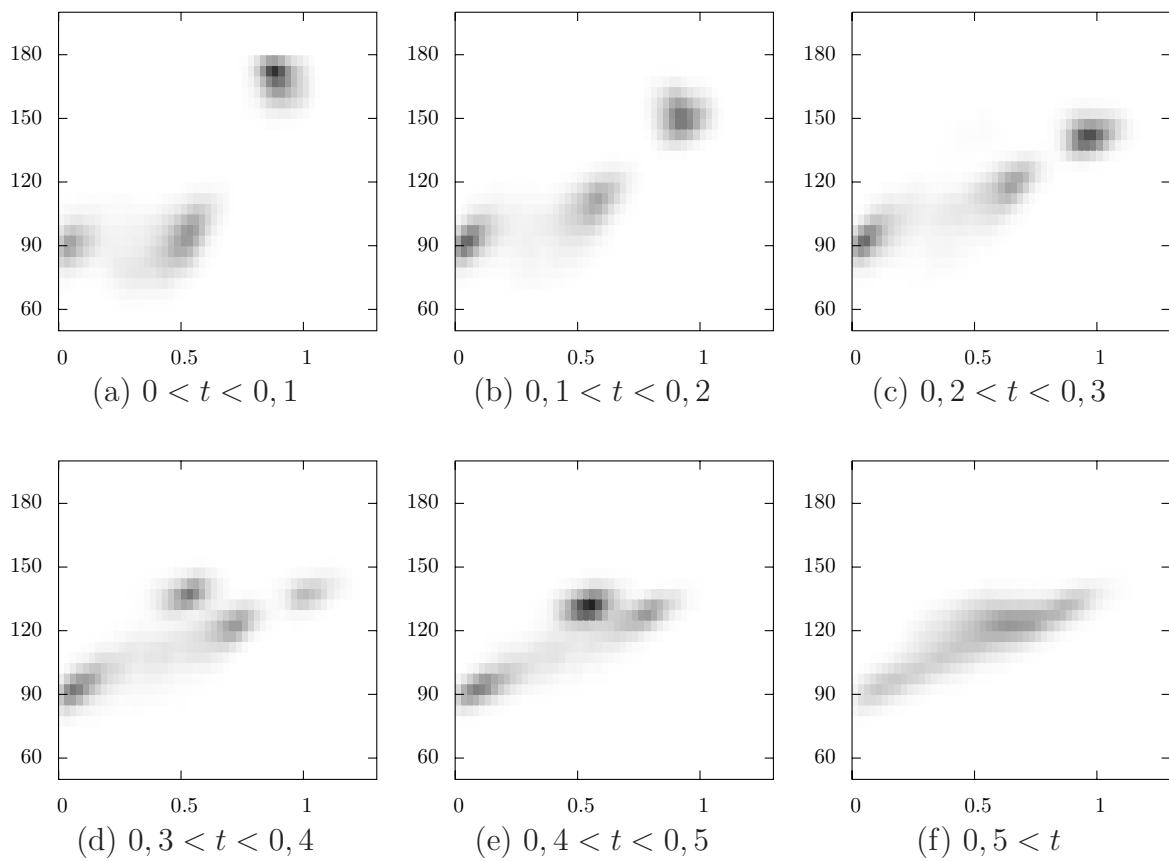


FIGURE 5.18 – Géométrie des jonctions en fonction du temps t depuis leur formation

plan perpendiculaire. Cet effet pourrait être contrebalancé par des tensions radiales plus importantes lorsque la cellule devient plus aplatie (figure 5.20), et l'épaisseur de la couche L1 régulée de manière purement passive. Une situation analogue est celle des feuilles, qui maintiennent une épaisseur à peu près constante au long de leur développement, alors que leur surface augmente de plusieurs ordres de grandeur¹⁹.

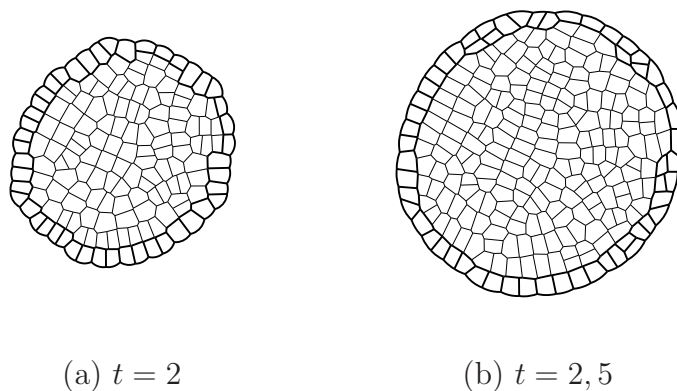


FIGURE 5.19 – Dans ces simulations, on part d'un tissu uniforme avec des bords libres, et on attribue à toutes les cellules extérieures l'identité « L1 », signalée par des parois en traits gras (a). Les parois des cellules L1 ont une viscosité accrue, et l'identité « L1 » est transmise lors des divisions. Les cellules L1 deviennent moins bombées, et leur interface avec les cellules internes plus plate. En outre, elles se divisent principalement dans la direction anticline (b).

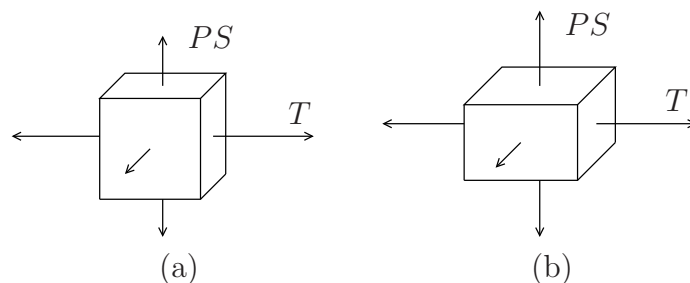


FIGURE 5.20 – Déformation d'une cellule par les tensions tissulaires

19. Citons également la « croissance négative » de certaines racines, dont il est observé que certaines cellules deviennent plus larges et plus courtes [103].

Conclusion

Dans de ce mémoire, nous espérons avoir donné quelques exemples du rôle possible de mécanismes physiques dans le développement, et montré que les plantes constituaient un terrain propice à leur étude. De nombreux auteurs ont comme Sachs [97] souligné les avantages qu'offrent les plantes d'une manière générale dans l'étude du développement, au premier rang desquels leur croissance symplastique²⁰ et leur développement indéterminé. Elles se prêtent particulièrement à l'approche envisagée ici du fait de l'importance de la régulation dans leur développement très plastique, qui suppose de nombreux mécanismes de rétroaction, et du rôle qu'y joue une information de position, qui légitime une approche à l'échelle supracellulaire.

En ce qui concerne l'hypothèse d'un rôle des contraintes mécaniques dans la formation des réseaux de nervures, qui est à l'origine de ce travail, le modèle que nous en avons donné au chapitre 2 suggère qu'en principe, un couplage entre contraintes et différenciation peut rendre compte de la formation d'un réseau hiérarchique. Toutefois, ce modèle dans son état actuel n'est pas complètement satisfaisant et ne permet pas de conclure avec certitude quant à la possibilité d'un tel mécanisme et à sa nature exacte. Surtout, l'observation d'une expression localisée des transporteurs d'auxine dans les cellules procambiales, avant qu'elles ne s'allongent [101, 125], paraît exclure que la différenciation soit gouvernée par une boucle de rétroaction faisant intervenir les contraintes mécaniques et la forme des cellules, si bien que mécanisme proposé ne pourrait sans doute subsister que sous une forme affaiblie. Si l'on suppose au contraire, comme il est communément admis, que c'est le transport d'auxine qui régit la différenciation des cellules vasculaires, la question de la formation des boucles demeure. Certains auteurs suggèrent qu'elle pourrait être due à la présence de sources localisées d'auxine, vers lesquelles convergent plusieurs nervures [96]. Une telle hypothèse donne une image de la formation des nervures qui s'apparente à celle que nous avons décrite comme une « division des aréoles » au chapitre 3. Il est certaines situations qui se prêtent moins à une telle description, comme la formation des nervures plus ou moins parallèles qui raccordent entre elles les nervures secondaires chez certaines espèces (voir figure 5.21)²¹. Cette disposition évoque bien plus les motifs en bandes observés dans certains modèles de réaction-diffusion, ou les fractures qui divisent un domaine allongé dans un réseau de fractures.

Si nous ne pouvons conclure quant au rôle des contraintes mécaniques dans la différenciation des nervures, l'interprétation de leur géométrie comme la manifestation d'un

20. sans migration cellulaire

21. Cette configuration, idéalisée comme une bande infinie, pourrait être une situation simple pour comparer les prévisions de différents modèles. Les motifs observés présentent principalement des nervures parallèles, mais comportent également une certaine proportion d'embranchements, et l'étude de ces « défauts topologiques » pourrait fournir un instrument quantitatif pour une telle comparaison.

champ tensoriel n'en demeure pas moins attrayante, et nous nous sommes souvent demandé au cours de nos recherches si un modèle du transport de l'auxine serait susceptible de faire apparaître un tel champ. On pourrait envisager de décrire l'expression polaire des transporteurs par un tenseur de diffusion anisotrope, mais si l'on suppose constant le flux d'auxine, il semble impossible d'obtenir un réseau qui forme des boucles. Peut-être pourrait-on reprendre l'approche du chapitre 4, où l'on avait tenu compte des fluctuations dans le réseau vasculaire, en l'étendant à l'ensemble des cellules²². L'intensité quadratique moyenne $\langle I^2 \rangle$, à laquelle s'adaptait dans notre modèle d'un réseau de transport optimal la conductance de chacune des branches serait ici remplacée par le champ tensoriel

$$\langle \mathbf{j} \otimes \mathbf{j} \rangle, \quad (5.9)$$

où \mathbf{j} est le flux d'auxine, et l'adaptation locale qui s'exprimait à l'échelle de chaque branche pourrait ici être exprimée à l'échelle cellulaire. Le choix d'une fonction de coût appropriée permettrait d'obtenir dans cette adaptation un comportement à seuil, ce qui rendrait inutile un critère indépendant pour décrire la différenciation. Une question qu'un tel modèle laisse ouverte est celui du mécanisme par lequel les nervures s'adaptent au flux qui les parcourt. Dans le système vasculaire animal, cette adaptation repose sur une sensibilité aux contraintes de cisaillement dues à l'écoulement sanguin. Un tel mécanisme paraîtrait peu probable chez les plantes, dont les cellules conductrices sont réduites à leur seules parois²³. Peut-être le transport de l'auxine, qui précède celui de la sève dans les cellules provasculaires, et qui se poursuit jusque dans les tissus matures, comme l'atteste la capacité de régénération du système vasculaire, joue-t-elle ici encore un rôle, et son transport parallèle à celui de la sève permet-il aux cellules non conductrices des faisceaux vasculaires de contrôler leur développement.

Outre leur rôle éventuel dans la différenciation, nous avons montré que les contraintes mécaniques étaient susceptibles de « diriger » la croissance. En effet, par la nature même des mécanismes de la croissance des cellules végétales, qui fait intervenir l'allongement irréversible de leurs parois sous l'effet des tensions auxquelles elles sont soumises, et de sa régulation, qui repose sur l'ajustement de leurs propriétés mécaniques, la croissance des plantes est susceptible de donner naissance à de fortes tensions mutuelles, qui peuvent en retour déterminer et stabiliser leur forme. Nous avons ainsi suggéré que la structure locale des réseaux de nervures résultait d'une réorganisation induite par des tensions liées aux propriétés mécaniques spécifiques de leurs cellules, et reflétait un équilibre de forces. Dans cette étude ainsi que dans celle des propriétés géométriques des cellules d'un tissu en croissance, la forme est ainsi apparue très littéralement comme un « diagramme de forces », telle que la décrivait Thompson [117]. A la différence du cas des tissus animaux, où les contraintes résultent notamment de la tension des membranes cellulaires et de leur adhésion, les effets étudiés ici étaient inséparables de la croissance. En particulier, l'analogie entre un tissu végétal dont les cellules croissent sans se diviser et les mousses repose sur une uniformisation progressive des tensions dans les parois, que les divisions continues contrarient dans un tissu en prolifération.

Nous avons en outre suggéré que les contraintes mécaniques pouvaient stabiliser l'identité des tissus. Nous en avons donné l'exemple de la structure en couches du méristème,

22. Les fluctuations sont d'ailleurs l'explication que donnait Sachs [97] de la formation des boucles.

23. Dans le xylème, du moins, qui est le siège du flux le plus important.

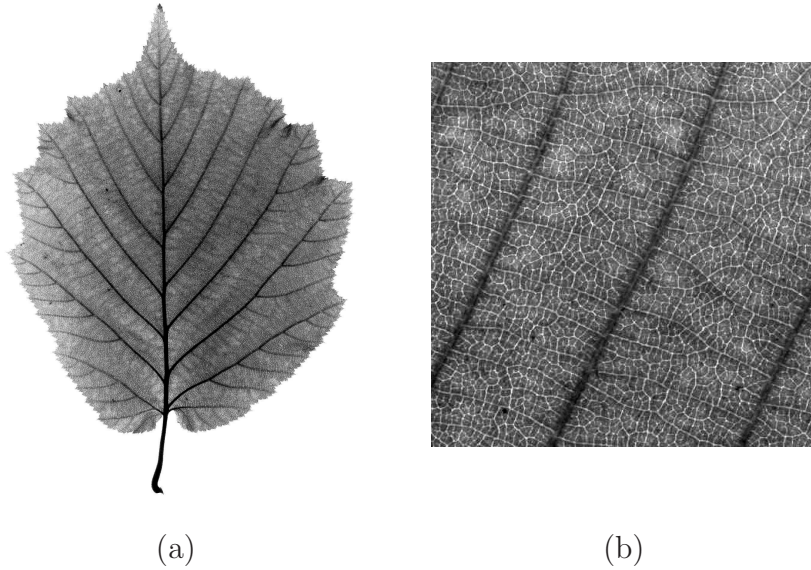


FIGURE 5.21 – (a) Une feuille de noisetier (b) Sur ce détail de l'image précédente, on observe que les nervures secondaires sont reliées entre elles par des nervures tertiaires à peu près parallèles, mais qui présente toutefois un certain nombre de reconnections.

mais cette structure est également transmise aux organes qui s'y forment, comme les feuilles. Dans ce dernier cas, l'établissement d'une polarité dorsoventrale est essentielle à la formation d'un limbe aplati, et les mutants qui présentent un défaut de cette polarité développent des feuilles de formes aberrantes. L'étude de leur croissance permettrait sans doute d'éclairer un rôle éventuel des contraintes mécaniques dans la détermination de la forme des feuilles.

Dans la discussion qui précède, le développement de contraintes mécaniques dans les tissus était supposé tributaire de mécanismes morphogénétiques extérieurs, dont l'action était représentée dans notre description de la réorganisation des réseaux de nervures par l'ajout de nouvelles nervures. Il existe toutefois de nombreuses indications qui permettent d'envisager une intégration plus complète des contraintes aux mécanismes du développement, comme leur effet sur l'orientation des microtubules, qui détermine celles de fibrilles de cellulose dans les parois et donc les propriétés mécaniques de celles-ci [47], l'expression de gènes spécifiques en réponse aux contraintes, ou encore les liens entre le transport de l'auxine et le cytosquelette [25].

Les contraintes mécaniques peuvent également en elles-mêmes être le principe de mécanismes morphogénétiques comme le suggère notre modèle de la différenciation ou les modèles mécaniques de la phyllotaxie, où la genèse de la forme résulte d'une instabilité mécanique. Dans cette interprétation d'événements morphogénétiques comme des instabilités mécaniques, se donne à voir le double rôle des contraintes comme signal permettant à l'organisme de « percevoir » sa forme et des dimensions pour décider de l'occurrence de ces événements, et comme principe qui oriente la formation d'une nouvelle structure. On peut donner la même lecture du mécanisme de canalisation de l'auxine, et l'on pourrait se demander ce qu'il en est d'autres événements du développement, tels que la division cellulaire.

Enfin, l'étude de la structure cellulaire des tissus végétaux pourrait se poursuivre

dans différentes directions. Elle pourrait d'une part servir d'instrument pour établir une « loi constitutive » indispensable à une description mécanique du développement végétal à l'échelle tissulaire. On peut trouver différents éléments d'une telle démarche dans la littérature, mais à notre connaissance, aucune approche systématique n'a été entreprise. D'autre part, nos résultats suggèrent que la géométrie des cellules végétales, et, plus encore, son évolution temporelle, peut donner de précieuses indications sur les mécanismes de leur croissance et de sa régulation. L'étude que nous avons entreprise laisse entrevoir de nombreuses questions, qui ont notamment trait aux mécanismes de la division. Le rôle qu'y jouent les microtubules, et leur sensibilité aux contraintes mécaniques permettent d'envisager que celles-ci en soient un facteur. Là où certains tissus végétaux apparaissent désordonnés, d'autres présentent au contraire une structure très régulière, et l'on peut se demander quelles sont les causes de ces différences et si elle sont contingentes.

Au terme d'un travail où la modélisation a occupé une part importante, il conviendrait de s'interroger sur le rôle qu'elle peut jouer dans une étude du développement. Dans la mesure où il est souvent possible de proposer plusieurs mécanismes distincts pour rendre compte d'un même phénomène, sans doute est-elle aussi utile lorsqu'elle permet de suggérer des expériences nouvelles que lorsqu'elle se fait l'instrument d'une preuve de principe. Sur cette question que nous laisserons ici en suspens, on pourra méditer avec profit la suggestion de Niklas [80] qu'un bon modèle est un modèle qui ne marche pas²⁴.

24. « the only good model is one that fails »

Annexe A

Méthodes

A.1 Irréversibilité

On souhaite définir une règle exprimant l'irréversibilité de l'évolution de l'état de différenciation du tissu vasculaire, que l'on a décrit par son tenseur de déformation naturelle ϵ_r . On rappelle que ϵ_r est nul dans le tissu indifférencié, et que ses valeurs propres sont négatives dans le tissu vasculaire, ce qui correspond à une déformation de compression. Cette compression est généralement anisotrope, et l'on souhaite que la compression suivant toute direction soit irréversible. Une règle simple serait que la compression suivant toute direction évolue de manière monotone, ce qui est le cas si et seulement si les incréments de ϵ_r sont définis négatifs. Cette règle est donc satisfaite si l'on remplace à chaque pas de temps l'incrément de ϵ_r correspondant à sa dynamique d'évolution réversible, que l'on note $\delta\epsilon_r = \text{diag}(\lambda_1, \lambda_2)$ dans la base qui le diagonalise, par $\text{diag}(\min\{\lambda_1, 0\}, \min\{\lambda_2, 0\})$. Dans ce qui suit, on notera le tenseur ainsi obtenu $\min\{\delta\epsilon_r, 0\}$. En pratique, on souhaite que la compression suivant une certaine direction ne devienne irréversible que si elle excède un certain seuil. On construit alors un tenseur ϵ_m qui garde la mémoire des plus grandes compressions dans chaque direction. A chaque pas de temps, on remet à jour ϵ_m en prenant

$$\epsilon_m = \min\{\epsilon_m, \epsilon_r\}, \quad (\text{A.1})$$

où l'on pose¹

$$\min\{\mathbf{a}, \mathbf{b}\} = \mathbf{a} + \min\{\mathbf{b} - \mathbf{a}, 0\}. \quad (\text{A.2})$$

On définit en fonction de $\epsilon_m = \text{diag}(\lambda_1, \lambda_2)$ une « déformation irréversible »

$$\epsilon_i = \text{diag}(f(\lambda_1), f(\lambda_2)), \quad (\text{A.3})$$

où $f(x) = +\infty$ si $x \geq -1/2$ et $f(x) = 0,9x$ si $x < -1/2$, et l'on contraint l'évolution de ϵ_r en imposant que le tenseur $\epsilon_r - \epsilon_i$ soit défini négatif. Au préfacteur 0,9 près, introduit car l'évolution était instable sinon, cette règle équivaut pour un tissu qui admet des déformations uniaxiales à celle utilisée dans le modèle unidimensionnel.

1. On vérifie aisément que l'opérateur ainsi défini est symétrique.

A.2 Squelettisation

Pour analyser les propriétés géométriques des réseaux étudiés, nous avons utilisé une méthode classique de l'analyse d'images, la squelettisation, qui permet de donner de la forme d'un domaine du plan une représentation synthétique sous la forme d'un ensemble de courbes, le squelette. Parmi plusieurs définitions équivalentes, le squelette d'un domaine \mathcal{D} peut être défini comme l'ensemble des points de \mathcal{D} tels que la distance entre le point considéré et la frontière de \mathcal{D} est atteinte en au moins deux points différents de la frontière. Une propriété équivalente est que le plus grand cercle centré au point considéré et inclus dans \mathcal{D} est tangent à la frontière en au moins deux points distincts. L'ensemble des points extérieurs au domaine et vérifiant l'une ou l'autre de ces propriétés est appelé squelette extérieur du domaine. Le squelette peut également être défini d'après la transformée de distance du domaine, qui à chaque point associe sa distance à la frontière. Le squelette est l'ensemble des points où la transformée de distance n'est pas différentiable. Si le domaine considéré admet un axe de symétrie, celui-ci fait partie du squelette, et dans le cas d'un domaine quelconque, on peut interpréter le squelette comme un ensemble d'axes de symétrie généralisés.

Il existe une grande variété de méthodes numériques permettant de construire le squelette d'un domaine. Nous avons choisi d'utiliser une méthode qui prend pour point de départ le diagramme de Voronoï de la frontière du domaine [83]. Dans le cas des réseaux obtenus dans le modèle cellulaire présenté au chapitre 3, cette frontière est constituée de l'ensemble des parois communes à une cellule vasculaire et une cellule indifférenciée. En ce qui concerne le modèle de champ de phase du chapitre 2 et les images numériques de nervures (chapitre 4), on part d'une image matricielle, dont on extrait un contour par seuillage. Ce contour est déterminé avec une précision supérieure à la résolution de l'image par interpolation (figure A.1a).

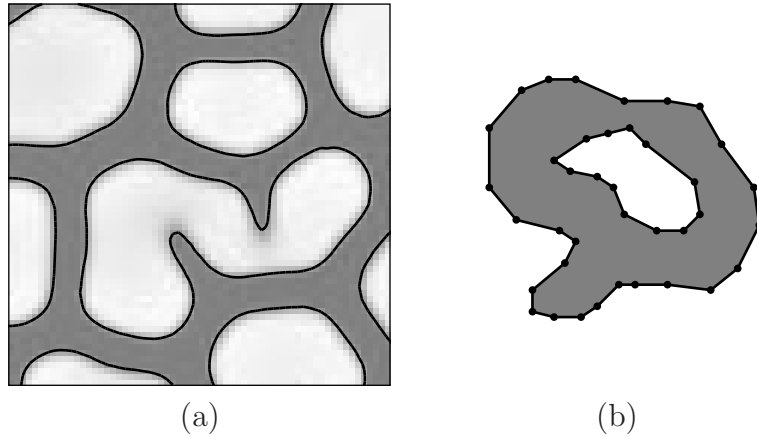


FIGURE A.1 – (a) Contour d'un réseau issu du modèle de champ de phase du chapitre 2 (détail de la figure 2.17d) (b) Un domaine polygonal que nous utiliserons pour illustrer la procédure de squelettisation

A.2.1 Principe

On définit le squelette du domaine considéré à partir du diagramme de Voronoï (figure A.2) des sommets de la frontière. Le diagramme de Voronoï d'un ensemble de points ou générateurs est une division de l'espace associant à chaque générateur un domaine constitué des points dont il est le générateur le plus proche. On désignera ici par diagramme de Voronoï l'ensemble des frontières des domaines, composé de portions des médiatrices de paires de générateurs de domaines adjacents. Pour la construction de ces diagrammes, nous avons utilisé le programme Qhull [4]. Dans le cas d'un système périodique, on peut reconstituer un squelette périodique à partir du squelette d'un nombre fini de périodes.

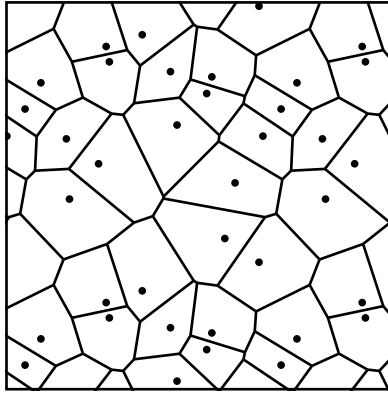


FIGURE A.2 – Diagramme de Voronoï d'un ensemble de points périodique

Comme le montre la figure A.3, le diagramme de Voronoï contient de nombreux segments qui ne sont pas significatifs, notamment des portions des médiatrices de points adjacents de la frontière, et il convient de l'« élaguer » pour obtenir une représentation synthétique de la forme du domaine. Une première étape consiste à éliminer les segments extérieurs au domaine (figure A.4).

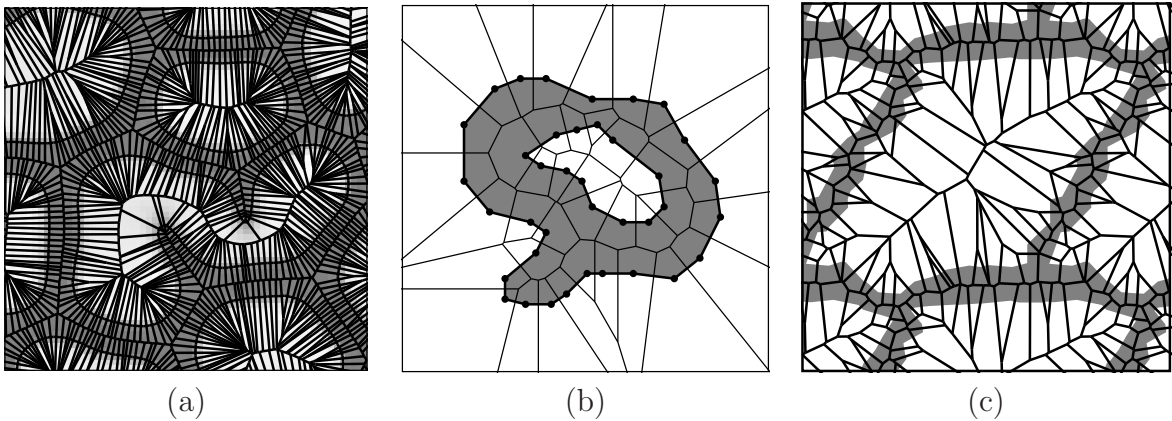


FIGURE A.3 – Diagramme de Voronoï de la frontière de différents domaines

A.2.2 Elagage

Une méthode pour déterminer si un segment est significatif consiste à comparer la distance à vol d'oiseau entre ses générateurs et leur distance le long du contour[83]. On considère que le segment est significatif si leur rapport est supérieur à un certain seuil (figure A.5). Ceci permet d'éliminer les segments issus de points adjacents du contour, ainsi ce ceux qui correspondent à des petites irrégularités du contour. Un seuil naturel est $\pi/2$, pour lequel une protubérance semi-circulaire du contour est un cas limite². Une méthode plus robuste peut être appliquée à un réseau périodique. On considère un segment comme significatif si ses deux générateurs appartiennent à des composantes connexes distinctes de la frontière du domaine (figure A.6). Toutefois, on perd dans ce cas les branches qui ont une extrémité libre (figure A.6a). On n'a donc utilisé cette méthode que pour le modèle de prolifération cellulaire, qui ne présente pas de telles branches.

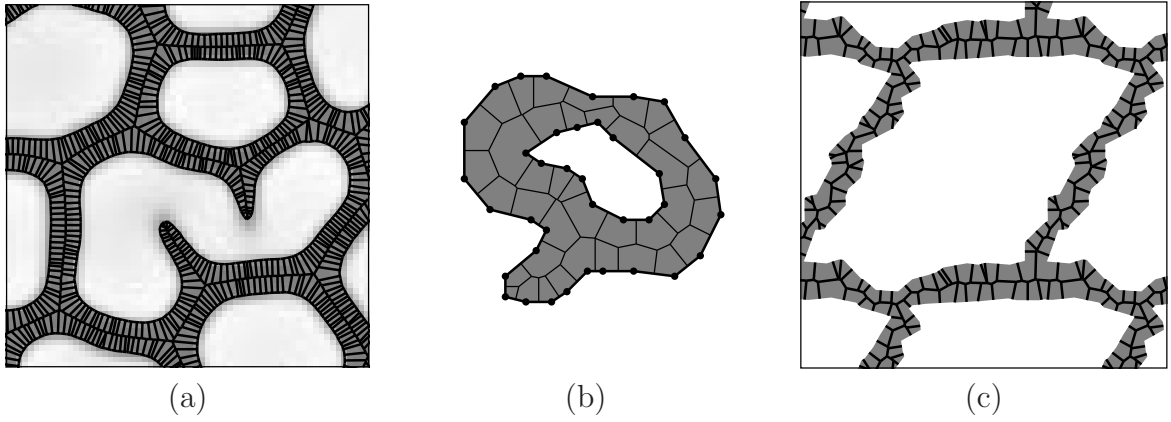


FIGURE A.4 – Intersection du diagramme de Voronoï avec le domaine

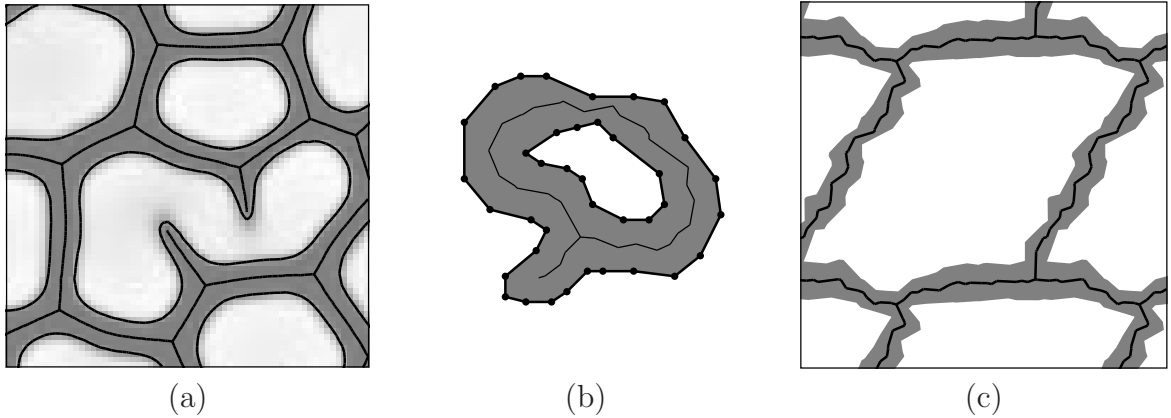


FIGURE A.5 – Le squelette une fois élagué

2. Une protubérance plus saillante apparaît comme une branche du squelette.

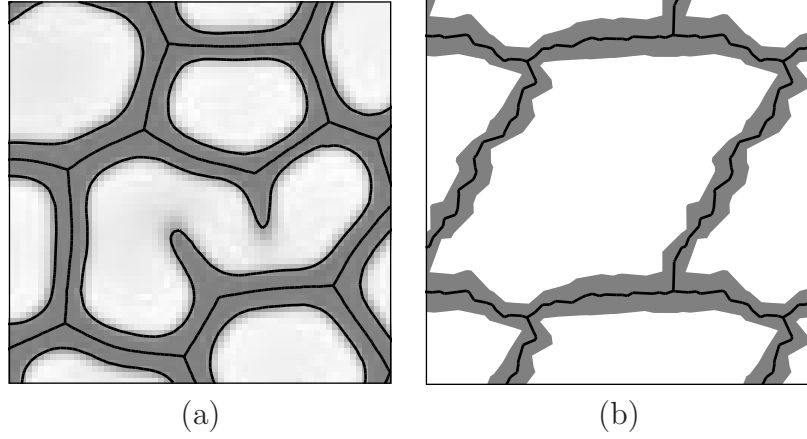


FIGURE A.6 – Elagage d'un squelette périodique

A.3 Analyse géométrique des réseaux

Le squelette d'un réseau, dont nous avons décrit la construction au paragraphe précédent, permet d'analyser la topologie et la géométrie du réseau. La topologie du réseau est extraite par une segmentation du squelette en branches. Les noeuds du réseau correspondent aux points du squelette où plus de deux segments se rencontrent, et les branches relient deux noeuds. On obtient immédiatement la largeur d'une branche comme la distance entre les générateurs d'un segment du squelette³. En chaque jonction, on souhaite mesurer la largeur et la direction des différentes branches. Pour cela, on procède de la manière suivante. Par construction, chaque intersection de trois branches du squelette est le centre du cercle circonscrit à un triangle dont les sommets sont trois générateurs. (figure A.7a). On associe à chaque segment du squelette un domaine délimité par deux côtés des triangles situés à ses extrémités (figure A.7b). On définit la longueur de la branche comme la longueur de la portion du squelette située à l'intérieur de ce domaine, et la largeur de la branche comme le rapport entre la surface du domaine et la longueur de la branche. La direction de la branche est estimée au voisinage de chaque extrémité, d'après une portion dont la longueur est égale à la largeur moyenne (figure A.7a). Lorsque deux jonctions sont très proches (séparées par une distance inférieure à la largeur de la nervure qui les relie), elles sont exclues de l'analyse⁴.

A.4 Orientation du tissu vasculaire

Ce paragraphe décrit la construction du tenseur d'orientation utilisé pour définir le comportement mécanique des cellules vasculaires (voir le paragraphe 3.2.4). Comme on le note au paragraphe 3.5.4, il serait naturel de supposer que l'établissement d'une orientation des cellules vasculaires dépend du flux d'auxine qui les parcourt. En s'inspirant de cette idée, on pourrait dans nos simulations baser la construction d'une orientation sur la

3. Bohn *et al.* [15] construisent le squelette par érosion, ce qui nécessite une analyse complémentaire pour déterminer la largeur des branches.

4. En cela, on suit Bohn *et al.* [15], aux données desquels nous comparons nos résultats.

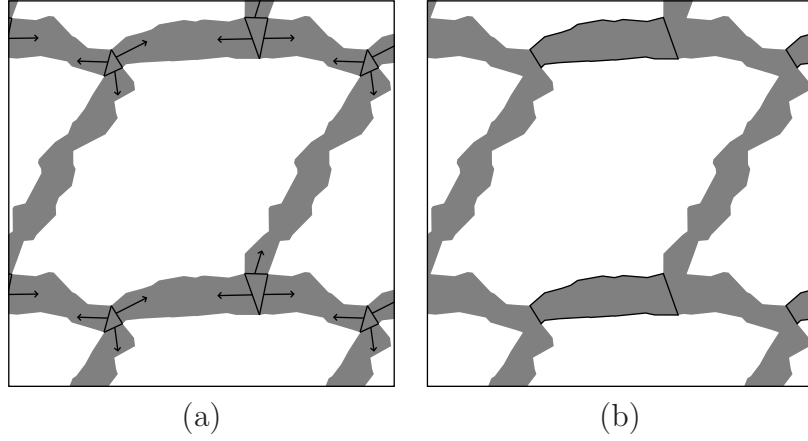


FIGURE A.7 – (a) Les noeuds du réseau. Les flèches correspondent aux forces virtuelles dont la direction est celle des branches et le module proportionnel à leur largeur. (b) Domaine associé à une branche du squelette

résolution d'une équation de diffusion, mais, comme pour l'hypothèse de la canalisation de l'auxine, l'application à un réseau contenant des boucles serait problématique. C'est notamment pour cette raison que l'on choisit de décrire l'orientation des cellules vasculaires par un champ tensoriel plutôt que vectoriel⁵, et faute d'un mécanisme physique ou biologique qui permettrait de définir un tel champ, on adopte une construction géométrique. On prend pour point de départ le squelette du tissu vasculaire (figure A.6a), que l'on note \mathcal{S} . En tout point du squelette, on peut définir un tenseur d'orientation locale par $\mathbf{t} \otimes \mathbf{t}$, où \mathbf{t} est un vecteur unitaire tangent au squelette. L'orientation en un point quelconque du tissu vasculaire est définie comme une moyenne pondérée de ces orientations locales. On s'est tout de même inspiré ici d'un mécanisme de diffusion, puisque dans cette moyenne, les différentes contributions ont une portée qui serait celle d'effets diffusifs. On pose en effet

$$I(P) = \int_{\mathcal{S}} e^{-\frac{2d(P,M)}{w(P)}} \mathbf{t} \otimes \mathbf{t} dl, \quad (\text{A.4})$$

où $d(P, M)$ est la distance entre les points P et M et $w(P)$ la largeur de la branche du tissu vasculaire à laquelle appartient P . Le tenseur d'orientation \mathbf{O} au point P est obtenu à partir de $I(P)$ par normalisation, en imposant que sa plus grande valeur propre soit égale à un. Le résultat de cette construction est représenté sur la figure 3.11.

A.5 Propriétés mécaniques des parois cellulaires

Les propriétés mécaniques des parois sont déterminées en fonction du tenseur d'orientation \mathbf{O} défini au paragraphe précédent. Si \mathbf{u}_i est un vecteur unitaire colinéaire à la paroi i , $|\mathbf{O}\mathbf{u}_i|$ mesure l'alignement entre la paroi et l'orientation du tissu vasculaire⁶. Pour définir

5. Un tenseur d'ordre deux, que l'on peut interpréter comme une déformation, est aussi une mesure appropriée de l'allongement des cellules.

6. Au sein d'une jonction entre nervures, $\mathbf{O} \simeq \mathbf{1}$ et $|\mathbf{O}\mathbf{u}_i|$ est toujours proche de 1, indépendamment de l'orientation de la paroi.

le comportement des parois, on a d'abord envisagé la loi

$$\frac{\nu_i}{\nu_0} = 2 + (\lambda - 2)|\mathbf{O}\mathbf{u}_i|^6. \quad (\text{A.5})$$

La viscosité des parois transversales est ainsi double de celle des parois des cellules indifférenciées, tandis que celle des parois longitudinales est multipliée par le coefficient λ . L'exposant élevé (6) est nécessaire pour obtenir un comportement bien anisotrope. Le modèle de tiges que l'on considère n'est en effet pas idéal à cet égard. Dans certains cas défavorables, comme celui qui est représenté sur la figure A.8, il peut même être totalement impossible de donner à une nervure un comportement anisotrope. On n'observe jamais une telle géométrie dans les simulations, car les tensions qui se forment dans les nervures tendent à aligner les parois avec elles. Il faut toutefois un exposant élevé pour que la viscosité des parois transversales ne soit pas trop importante.

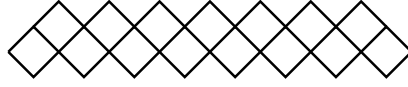


FIGURE A.8 – Dans un cas comme celui-ci, la nervure présente un comportement équivalent dans les directions transversale et longitudinale, quel que soit le comportement des parois individuelles.

Lorsqu'on utilise la loi A.5, on constate que les jonctions entre nervures, soumises à de fortes tensions, se déforment. Pour y remédier, on donne à leurs parois une viscosité accrue. Une indication de l'appartenance d'une paroi à une jonction est donnée par la mesure de l'isotropie de \mathbf{O} définie par⁷

$$I = \frac{\frac{\text{Tr } \mathbf{O}}{|\mathbf{O}|} - 1}{\sqrt{2} - 1}. \quad (\text{A.6})$$

On pose

$$\frac{\nu_i}{\nu_0} = 2 + (\lambda - 2) (2I + (1 - I)|\mathbf{O}\mathbf{u}_i|^6), \quad (\text{A.7})$$

de sorte que la différence entre la viscosité des parois des jonctions et celle des parois transversales est doublée. L'exposant élevé (6) assure que cet effet reste confiné aux jonctions.

7. Cette mesure vaut 1 pour un tenseur isotrope et 0 pour un tenseur totalement anisotrope (qui a une valeur propre non nulle et l'autre nulle).

Annexe B

Flambage d'un film sur un substrat non-linéaire

Parallèlement au modèle de la formation des réseaux de nervures couplant contraintes mécaniques et différenciation que nous avons développé, Pedro Reis et Benoît Roman (ESPCI) ont réalisé des expériences sur des mousses solides, dans lesquelles on observe des déformations localisées lorsqu'elles sont soumises à des contraintes de compression, et qui constituent un meilleur candidat que la fracture pour fournir un analogue physique du mécanisme de différenciation envisagé. Le système qu'ils ont étudié est constitué d'un film élastique appliqué à la surface d'un bloc de mousse. Quand l'ensemble est comprimé dans une direction parallèle à sa surface, il se déforme d'abord de façon uniforme, puis le film forme des plis localisés¹, dont le nombre augmente progressivement jusqu'à ce que leur espacement devienne du même ordre que leur taille. La longueur d'onde des motifs obtenus, qui est déterminée par les propriétés non-linéaires de la mousse, est différente de celle observée dans le problème classique d'un film élastique sur un substrat linéaire. Ces expériences et l'analyse que nous en avons proposée sont rapportées dans la référence [92].

1. On peut rapprocher ces plis des structures localisées observées dans le modèle de champ de phase du chapitre 2.

Bibliographie

- [1] <http://bioweb.usu.edu/kmott/patchy%20movie%20page.htm>.
- [2] http://en.wikipedia.org/wiki/Image:Vein_skeleton_hydrangea_ies.jpg.
- [3] <http://www.gnu.org/software/gsl/>.
- [4] www.qhull.org.
- [5] D. A. Aboav. The arrangement of grains in a polycrystal. *Metallography*, 3:383–390, 1970.
- [6] D. M. Anderson, G. B. McFadden et A. A. Wheeler. Diffuse-interface methods in fluid mechanics. *Annu. Rev. Fluid Mech.*, 30:139–165, 1998.
- [7] J. R. Banavar, F. Colaiori, A. Flammini, A. Maritan et A. Rinaldo. Topology of the fittest transportation network. *Phys. Rev. Lett.*, 84:4745–4748, 2000.
- [8] J. R. Banavar, F. Colaiori, A. Flammini, A. Maritan et A. Rinaldo. Scaling, optimality, and landscape evolution. *J. Stat. Phys.*, 104:1–48, 2001.
- [9] T. I. Baskin. Anisotropic expansion of the plant cell wall. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.*, 21:203–222, 2005.
- [10] B. N. Belintsev, L. V. Beloussov et A. G. Zarausky. Model of pattern formation in epithelial morphogenesis. *J. Theor. Biol.*, 129:369–394, 1987.
- [11] L. V. Beloussov et V. I. Grabovsky. Morphomechanics : goals, basic experiments and models. *Int. J. Dev. Biol.*, 50:81–92, 2006.
- [12] T. Berleth et T. Sachs. Plant morphogenesis : long-distance coordination and local patterning. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 4:57–62, 2001.
- [13] T. Biben, K. Kassner et C. Misbah. Phase-field approach to three-dimensional vesicle dynamics. *Phys. Rev. E*, 72:041921, 2005.
- [14] W. J. Boettinger, J. A. Warren, C. Beckermann et A. Karma. Phase-field simulation of solidification. *Annu. Rev. Mater. Res.*, 32:163–194, 2002.
- [15] S. Bohn, B. Andreotti, S. Douady, J. Munzinger et Y. Couder. Constitutive property of the local organization of leaf venation networks. *Phys. Rev. E*, 65:061914, 2002.

- [16] S. Bohn et M. O. Magnasco. Structure, scaling, and phase transition in the optimal transport network. *Phys. Rev. Lett.*, 98:088702–4, 2007.
- [17] S. Bohn, J. Platkiewicz, B. Andreotti, M. Adda-Bedia et Y. Couder. Hierarchical crack pattern as formed by successive domain divisions. II. From disordered to deterministic behavior. *Phys. Rev. E*, 71:046215, 2005.
- [18] J. S. Boyer et W. K. Silk. Hydraulics of plant growth. *Funct. Plant Biol.*, 31:761–773, 2004.
- [19] L. Q. Chen. Phase-field models for microstructure evolution. *Annu. Rev. Mater. Res.*, 32:113–140, 2002.
- [20] A. K. Classen, K. I. Anderson, E. Marois et S. Eaton. Hexagonal packing of *Drosophila* wing epithelial cells by the planar cell polarity pathway. *Dev. Cell*, 9:805–817, 2005.
- [21] D. J. Cosgrove. Growth of the plant cell wall. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.*, 6:850–861, 2005.
- [22] Y. Couder, L. Pauchard, C. Allain, M. Adda-Bedia et S. Douady. The leaf venation as formed in a tensorial field. *Eur. Phys. J. B*, 28:135–138, 2002.
- [23] S. C. Cowin. Tissue growth and remodeling. *Annu. Rev. Biomed. Eng.*, 6:77–107, 2004.
- [24] P. B. de Reuille, I. Bohn-Courseau, K. Ljung, H. Morin, N. Carraro, C. Godin et J. Traas. Computer simulations reveal properties of the cell-cell signaling network at the shoot apex in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 103:1627–1632, 2006.
- [25] P. Dhonukshe, J. Kleine-Vehn et J. Friml. Cell polarity, auxin transport, and cytoskeleton-mediated division planes : who comes first ? *Protoplasma*, 226:67–73, 2005.
- [26] P. Dimitrov et S. W. Zucker. A constant production hypothesis guides leaf venation patterning. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 103:9363–9368, 2006.
- [27] P. S. Dodds, D. H. Rothman et J. S. Weitz. Re-examination of the “3/4-law” of metabolism. *J. Theor. Biol.*, 209:9–27, 2001.
- [28] P. G. Doyle et J. L. Snell. *Random Walks and Electric Networks*. The Mathematical Association of America, 1984.
- [29] J. Dumais. Can mechanics control pattern formation in plants ? *Curr. Opin. Plant Biol.*, 10:58–62, 2007.
- [30] L. Dupuy, J. P. Mackenzie et J. P. Haseloff. A biomechanical model for the study of plant morphogenesis : *Coleochaete orbicularis*, a 2D study species. In L. Salmén, éditeur. *Proceedings of the 5th Plant Biomechanics Conference*, 2006.

- [31] M. Durand. Architecture of optimal transport networks. *Phys. Rev. E*, 73:016116, 2006.
- [32] J. L. Ericksen. Equilibrium of bars. *J. Elasticity*, 5:191–201, 1975.
- [33] F. G. Feugier, A. Mochizuki et Y. Iwasa. Self-organization of the vascular system in plant leaves : Inter-dependent dynamics of auxin flux and carrier proteins. *J. Theor. Biol.*, 236:366–375, 2005.
- [34] A. Flammini et F. Colaiori. Exact analysis of the Peano basin. *J. Phys. A-Math. Gen.*, 29:6701–6708, 1996.
- [35] Y. Forterre, J. M. Skotheim, J. Dumais et L. Mahadevan. How the Venus flytrap snaps. *Nature*, 433:421–425, 2005.
- [36] H. N. Gabow et E. W. Myers. Finding all spanning trees of directed and undirected graphs. *Siam J. Comput.*, 7:280–287, 1978.
- [37] M. C. Gibson, A. B. Patel, R. Nagpal et N. Perrimon. The emergence of geometric order in proliferating metazoan epithelia. *Nature*, 442:1038–1041, 2006.
- [38] E. N. Gilbert. Minimum cost communication networks. *Bell Syst. Tech. J.*, 46:2209–2227, 1967.
- [39] G. Gioia, Y. Wang et A. M. Cuitino. The energetics of heterogeneous deformation in open-cell solid foams. *Proc. Roy. Soc. Lond. A*, 457:1079–1096, 2001.
- [40] J. A. Glazier, S. P. Gross et J. Stavans. Dynamics of two-dimensional soap froths. *Physical Review A*, 36:306–312, 1987.
- [41] O. Grandjean, T. Vernoux, P. Laufs, K. Belcram, Y. Mizukami et J. Traas. In vivo analysis of cell division, cell growth, and differentiation at the shoot apical meristem in Arabidopsis. *Plant Cell*, 16:74–87, 2004.
- [42] P. B. Green, C. S. Steele et S. C. Rennich. Phyllotactic patterns : a biophysical mechanism for their origin. *Ann. Bot.*, 77:515–527, 1996.
- [43] N. Grew. *The Anatomy of Plants*. 1682.
- [44] J. W. Haefner, T. N. Buckley et K. A. Mott. A spatially explicit model of patchy stomatal responses to humidity. *Plant Cell Environ.*, 20:1087–1097, 1997.
- [45] S. Hales. *Vegetable Staticks*. 1727.
- [46] F. Hallé. *Eloge de la plante*. Seuil, 1999.
- [47] O. Hamant, M. G. Heisler, H. Jonsson, P. Krupinski, M. Uyttewaal, P. Bokov, F. Corson, P. Sahlin, A. Boudaoud, E. M. Meyerowitz, Y. Couder et J. Traas. Developmental patterning by mechanical signals in Arabidopsis. *Science*, 322:1650–1655, 2008.

- [48] L. J. Hickey. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *Am. J. Bot.*, 60:17–33, 1973. ISSN 0002-9122.
- [49] R. Hooke. *Micrographia*. 1665.
- [50] L. Hufnagel, A. A. Teleman, H. Rouault, S. M. Cohen et B. I. Shraiman. On the mechanism of wing size determination in fly development. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 104:3835–3840, 2007.
- [51] H. Jonsson, M. G. Heisler, B. E. Shapiro, E. M. Meyerowitz et E. Mjolsness. An auxin-driven polarized transport model for phyllotaxis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 103:1633–1638, 2006.
- [52] J. Kang et N. Dengler. Vein pattern development in adult leaves of *Arabidopsis thaliana*. *Int. J. Plant Sci.*, 165:231–242, 2004.
- [53] D. R. Kaplan. The relationship of cells to organisms in plants : Problem and implications of an organismal perspective. *Int. J. Plant Sci.*, 153:S28–S37, 1992.
- [54] A. Karma, D. A. Kessler et H. Levine. Phase-field model of mode III dynamic fracture. *Phys. Rev. Lett.*, 87:045501, 2001.
- [55] M. Kirschner et J. Gerhart. Evolvability. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 95:8420–8427, 1998.
- [56] J. K. Knowles et E. Sternberg. Failure of ellipticity and emergence of discontinuous deformation gradients in plane finite elastostatics. *J. Elasticity*, 8:329–379, 1978.
- [57] K. Koizumi, M. Sugiyama et H. Fukuda. A series of novel mutants of *Arabidopsis thaliana* that are defective in the formation of continuous vascular network : calling the auxin signal flow canalization hypothesis into question. *Development*, 127:3197–3204, 2000.
- [58] R. W. Korn. The changing shape of plant cells : transformations during cell proliferation. *Ann. Bot.*, 46:649–666, 1980.
- [59] U. Kull et A. Herbig. Das Blattadersystem der Angiospermen : Form und Evolution. *Naturwissenschaften*, 82:441–451, 1995.
- [60] U. Kutschera et K. J. Niklas. The epidermal-growth-control theory of stem elongation : an old and a new perspective. *J. Plant Physiol.*, 164:1395–1409, 2007.
- [61] M. Labarbera. Principles of design of fluid transport systems in zoology. *Science*, 249:992–1000, 1990.
- [62] M. F. Laguna, S. Bohn et E. A. Jagla. The role of elastic stresses on leaf venation morphogenesis. *PLoS Comput. Biol.*, 4:e1000055, 2008.
- [63] L. Landau et E. Lichitz. *Théorie de l'élasticité*. Editions Mir, 1990.
- [64] L. Landau et E. Lichitz. *Mécanique*. Editions Mir, 1995.

- [65] T. Lecuit et P. F. Lenne. Cell surface mechanics and the control of cell shape, tissue patterns and morphogenesis. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.*, 8:633–644, 2007.
- [66] F. T. Lewis. The correlation between cell division and the shapes and sizes of prismatic cells in the epidermis of cucumis. *Anat. Rec.*, 38:341–376, 1928.
- [67] O. Leyser et S. Day. *Mechanisms in Plant Development*. Wiley, 2002.
- [68] P. M. Lintilhac et T. B. Vesecky. Mechanical-stress and cell-wall orientation in plants. II. The application of controlled directional stress to growing plants ; with a discussion on the nature of the wound reaction. *Am. J. Bot.*, 68:1222–1230, 1981.
- [69] C. W. Lloyd. How does the cytoskeleton read the laws of geometry in aligning the division plane of plant cells ? *Development*, Supplement 1:55–65, 1991.
- [70] J. A. Lockhart. An analysis of irreversible plant cell elongation. *J. Theor. Biol.*, 8:264–275, 1965.
- [71] M. Marder, E. Sharon, S. Smith et B. Roman. Theory of edges of leaves. *Europhys. Lett.*, 62:498–504, 2003.
- [72] A. Maritan, F. Colaioni, A. Flammini, M. Cieplak et J. R. Banavar. Universality classes of optimal channel networks. *Science*, 272:984–986, 1996.
- [73] K. A. McCulloh, J. S. Sperry et F. R. Adler. Water transport in plants obeys Murray’s laws. *Nature*, 421:939–942, 2003.
- [74] S. M. Messinger, K. A. Mott et D. Peak. Task-performing dynamics in irregular, biomimetic networks. *Complexity*, 12:14–21, 2007.
- [75] J. C. M. Mombach, M. A. Z. Vasconcellos et R. M. C. de Almeida. Arrangement of cells in vegetable tissues. *J. Phys. D. Appl. Phys.*, 23:600–606, 1990.
- [76] C. D. Murray. The physiological principle of minimum work. I. The vascular system and the cost of blood volume. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 12:207–214, 1926.
- [77] R. Nagpal, A. Patel et M. C. Gibson. Epithelial topology. *Bioessays*, 30:260–266, 2008.
- [78] T. Nelson et N. Dengler. Leaf vascular pattern formation. *Plant Cell*, 9:1121–1135, 1997.
- [79] T. H. Nguyen, A. Eichmann, F. Le Noble et V. Fleury. Dynamics of vascular branching morphogenesis : The effect of blood and tissue flow. *Phys. Rev. E*, 73:061907, 2006.
- [80] K. J. Niklas. *Plant Biomechanics : An Engineering Approach to Plant Form and Function*. The University of Chicago Press, 1992.
- [81] X. Noblin, L. Mahadevan, I. A. Coomaraswamy, D. A. Weitz, N. M. Holbrook et M. A. Zwieniecki. Optimal vein density in artificial and real leaves. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 105:9140–9144, 2008.

- [82] R. W. Ogden. *Non-Linear Elastic Deformations*. Dover, 1997.
- [83] R. L. Ogniewicz et O. Kubler. Hierarchical Voronoi skeletons. *Pattern Recognition*, 28:343–359, 1995.
- [84] D. Orlikowski, C. Sagui, A. Somoza et C. Roland. Large-scale simulations of phase separation of elastically coherent binary alloy systems. *Phy. Rev. B*, 59:8646–8659, 1999.
- [85] D. Peak, J. D. West, S. M. Messinger et K. A. Mott. Evidence for complex, collective dynamics and emergent, distributed computation in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 101:918–922, 2004.
- [86] W. S. Peters et A. D. Tomos. The history of tissue tension. *Ann. Bot.*, 77:657–665, 1996.
- [87] W. S. Peters et A. D. Tomos. The mechanic state of “inner tissue” in the growing zone of sunflower hypocotyls and the regulation of its growth rate following excision. *Plant Physiol.*, 123:605–612, 2000.
- [88] W. H. Press, S. A. Teukolsky, W. T. Wetterling et B. P. Flannery. *Numerical Recipes in C*. Cambridge University Press, 1992.
- [89] T. E. Proseus, J. K. E. Ortega et J. S. Boyer. Separating growth from elastic deformation during cell enlargement. *Plant Physiol.*, 119:775–784, 1999.
- [90] P. Prusinkiewicz et A. Lindenmayer. *The Algorithmic Beauty of Plants*. Springer-Verlag, 1990.
- [91] P. M. Ray, P. B. Green et R. Cleland. Role of turgor in plant cell growth. *Nature*, 239:163–164, 1972.
- [92] P. M. Reis, F. Corson, A. Boudaoud et B. Roman. Localized deformation through wrinkling in solid foams under compression.
- [93] E. K. Rodriguez, A. Hoger et A. D. McCulloch. Stress-dependent finite growth in soft elastic tissues. *J. Biomech.*, 27:455–467, 1994.
- [94] I. Rodriguez-Iturbe et A. Rinaldo. *Fractal River Basins : Chance and Self-Organization*. Cambridge University Press, 1997.
- [95] A. Roth-Nebelsick, D. Uhl, V. Mosbrugger et H. Kerp. Evolution and function of leaf venation architecture : a review. *Ann. Bot.*, 87:553–566, 2001.
- [96] A. Runions, M. Fuhrer, B. Lane, P. Federl, A. G. Rolland-Lagan et P. Prusinkiewicz. Modeling and visualization of leaf venation patterns. *ACM T. Graphic.*, 24:702–711, 2005.
- [97] T. Sachs. The control of the patterned differentiation of vascular tissues. *Adv. Bot. Res.*, 9:151–262, 1981.

- [98] L. Sack et N. M. Holbrook. Leaf hydraulics. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 57:361–381, 2006.
- [99] S. Savaldi-Goldstein, C. Peto et J. Chory. The epidermis both drives and restricts plant shoot growth. *Nature*, 446:199–202, 2007.
- [100] M. G. Sawchuk, P. Head, T. J. Donner et E. Scarpella. Time-lapse imaging of Arabidopsis leaf development shows dynamic patterns of procambium formation. *New Phytol.*, 176:560–571, 2007.
- [101] E. Scarpella, D. Marcos, J. Friml et T. Berleth. Control of leaf vascular patterning by polar auxin transport. *Gene. Dev.*, 20:1015–1027, 2006.
- [102] B. Scheres. Plant cell identity. The role of position and lineage. *Plant Physiol.*, 125:112–114, 2001.
- [103] P. Schopfer. Biomechanics of plant growth. *Am. J. Bot.*, 93:1415–1425, 2006.
- [104] T. F. Sherman. On connecting large vessels to small - The meaning of Murray’s law. *J. Gen. Physiol.*, 78:431–453, 1981.
- [105] R. L. Shreve. Statistical law of stream numbers. *J. Geol.*, 74:17–37, 1966.
- [106] P. Sitte. A modern concept of the cell theory - A perspective on competing hypotheses of structure. *Int. J. Plant Sci.*, 153:S1–S6, 1992.
- [107] R. Skalak, G. Dasgupta, M. Moss, E. Otten, P. Dullmeijer et H. Vilmann. Analytical description of growth. *J. Theor. Biol.*, 94:555–577, 1982.
- [108] R. Skalak, S. Zargaryan, R. K. Jain, P. A. Netti et A. Hoger. Compatibility and the genesis of residual stress by volumetric growth. *J. Math. Biol.*, 34:889–914, 1996.
- [109] J. M. Skotheim et L. Mahadevan. Physical limits and design principles for plant and fungal movements. *Science*, 308:1308–1310, 2005.
- [110] L. G. Smith. Plant cell division : building walls in the right places. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.*, 2:33–39, 2001.
- [111] R. S. Smith, S. Guyomarc’h, T. Mandel, D. Reinhardt, C. Kuhlemeier et P. Prusinkiewicz. A plausible model of phyllotaxis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 103:1301–1306, 2006.
- [112] J. Stavans. The evolution of cellular structures. *Rep. Prog. Phys.*, 56:733–789, 1993.
- [113] R. N. Stewart, P. Semeniuk et H. Dermen. Competition and accommodation between apical layers and their derivatives in ontogeny of chimera shoots of *Pelargonium × hortorum*. *Am. J. Bot.*, 61:54–67, 1974.
- [114] L. Taiz et E. Zeiger. *Plant Physiology*. Sinauer Associates, 2006.

- [115] Y. Takiguchi, R. Imaichi et M. Kato. Cell division patterns in the apices of subterranean axis and aerial shoot of *Psilotum nudum* (Psilotaceae) : morphological and phylogenetic implications for the subterranean axis. *Am. J. Bot.*, 84:588–596, 1997.
- [116] S. Thitamadee, K. Tuchiara et T. Hashimoto. Microtubule basis for left-handed helical growth in *Arabidopsis*. *Nature*, 417:193–196, 2002.
- [117] D. A. Thompson. *On Growth and Form*. Cambridge University Press, 1942.
- [118] W. Thomson. On the division of space with minimum partitional area. *Philos. Mag.*, 24:503–514, 1887.
- [119] L. Truskinovsky et A. Vainchtein. Kinetics of martensitic phase transitions : Lattice model. *SIAM J. Appl. Math.*, 66:533–553, 2006.
- [120] F. Varenne. *Du modèle à la simulation informatique*. Vrin, 2007.
- [121] C. Villani. *Topics in Optimal Transportation*. American Mathematical Society, 2003.
- [122] D. Weaire et S. Hutzler. *The Physics of Foams*. Oxford University Press, 1999.
- [123] D. Weaire et R. Phelan. A counter-example to Kelvin’s conjecture on minimal surfaces. *Philos. Mag. Lett.*, 69:107–110, 1994.
- [124] D. Weaire et N. Rivier. Soap, cells and statistics - Random patterns in two dimensions. *Contemp. Phys.*, 25:59–99, 1984.
- [125] C. L. Wenzel, M. Schuetz, Q. Yu et J. Mattsson. Dynamics of MONOPTEROS and PIN-FORMED1 expression during leaf vein pattern formation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.*, 49:387–398, 2007.
- [126] G. B. West, J. H. Brown et B. J. Enquist. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276:122–126, 1997.
- [127] Q. L. Xia. Optimal paths related to transport problems. *Commun. Contemp. Math.*, 5:251–279, 2003.
- [128] Q. L. Xia. The formation of a tree leaf. *ESAIM Contr. Optim. Calc. Var.*, 13:359–377, 2007.
- [129] L. Zonia et T. Munnik. Life under pressure : hydrostatic pressure in cell growth and function. *Trends Plant Sci.*, 12:90–97, 2007.

Abstract

While the importance of physical mechanisms in animal morphogenesis and developmental regulation is well established, they have received less attention in the case of plants. We have investigated the possibility of such mechanisms, focusing in particular on leaf venation networks, and relying on different models of plant tissue growth. We have thus considered the hypothesis of a coupling between mechanical stresses and vascular tissue differentiation, which is suggested by the analogy between their structure and that of crack patterns. In another line, the results of a cell proliferation model suggest that some aspects of their geometry result from a reorganization that takes place during growth, and reflect a force balance. We have also investigated the shape of plant cells, which are similar to those of bubbles in an liquid foam. Examination of the conditions required for such a geometry to develop point to a specific mechanism of plant growth regulation. We also provide a functional analysis of leaf venation networks, suggesting an interpretation of the presence of loops in these networks, when optimal transport networks typically exhibit a tree-like structure. We show that in the presence of fluctuations, the structure of an optimal network contains loops.

Keywords : plants, morphogenesis, growth, mechanics, networks, optimal transport

Résumé

Si l'importance de mécanismes physiques dans la morphogenèse et la régulation du développement animal est bien établie, ils ont reçu moins d'attention dans le cas des plantes, en dépit du rôle que jouent les contraintes mécaniques et le transport de l'eau dans leur croissance. Nous nous sommes attaché à étudier la possibilité de tels mécanismes, en nous intéressant notamment aux réseaux de nervures, et en nous appuyant sur différents modèles de la croissance des tissus végétaux. Nous avons ainsi examiné l'hypothèse d'un couplage entre contraintes mécaniques et différenciation des tissus vasculaires, suggérée par l'analogie entre leur structure et celle des réseaux de fractures. Les résultats d'un modèle de prolifération cellulaire suggèrent par ailleurs que certains aspects de leur géométrie résultent d'une réorganisation au cours de leur croissance, et reflètent un équilibre de forces. Nous nous sommes également intéressé à la forme des cellules dans les tissus végétaux, qui s'apparente à celle des bulles dans les mousses liquides. L'examen des conditions requises pour qu'une telle géométrie se développe laisse entrevoir une forme particulière de la régulation de la croissance végétale. Nous proposons par ailleurs une analyse fonctionnelle des réseaux de nervures, en suggérant une interprétation de la présence de boucles dans ces réseaux, là où les réseaux de transport optimaux ont typiquement une structure arborescente. Nous montrons que la structure d'un réseau optimal soumis à des fluctuations contient des boucles.

Mots-clés : plantes, morphogenèse, croissance, mécanique, réseaux, transport optimal